ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 92

1

ЯНВАРЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2007

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 92
№ 1—12

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
«НАУКА»
2007

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
Р. В. КАМЕЛИН

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*),
Т. В. Егорова (*зам. главного редактора*), Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина,
Ю. В. Гамалей, П. Л. Горчаковский, Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов,
М. Г. Пименов, И. Н. Сафронова, И. И. Шамров, Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
R. V. KAMELIN

EDITORIAL BOARD

A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
T. V. Egorova (*Associate Editor*), N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina,
Yu. V. Gamalej, P. L. Gorchakovsky, Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov,
M. G. Pimenov, I. N. Safronova, I. I. Shamrov, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Л. Н. Андреев (Москва), И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург),
Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток),
З. В. Карамышева (С.-Петербург), Л. И. Малышев (Новосибирск),
Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), Х. Х. Трасс (Тарту)

EDITORIAL COUNCIL

L. N. Andreev (Moscow), I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantsev (St. Petersburg),
E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok),
Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), L. I. Malyshev (Novosibirsk),
G. Sh. Nakhutsrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *В. В. Шиханова*
Корректоры *О. В. Гусихина*, *Т. С. Павлова* и *А. К. Рудзик*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 91, № 12: 25.12.2006.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 19.12.2006. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 15.1. Уч.-изд. л. 17.2. Тираж 407 экз. Тип. зак. № 859. С 294

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

© Российская академия наук, 2007 г.
© Редколлегия «Ботанического журнала» (составитель), 2007 г.

УДК 581.8 : 582.635.5

© Т. И. Кравцова

СИСТЕМА СЕМЕЙСТВА *URTICACEAE*

T. I. KRAVTSOVA. A SYSTEM OF THE FAMILY *URTICACEAE*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
Поступила 09.12.2005
Окончательный вариант получен 16.05.2006

Проведенное сравнительно-карпологическое исследование представителей 44 родов сем. *Urticaceae* выявило ряд новых, важных для систематики семейства морфолого-анатомических признаков плода — анатомических признаков перикарпия, семенной кожуры и дополнительного покрова плода, особенностей строения гинецея, вариаций числа и типа плодов, заключенных в обертку, наличия или отсутствия специфических типов плода и семени. Разработана классификация таксономически значимых карпологических структур. Результаты исследования в основном согласуются с системой семейства Weddell (1854 и др.), его делением на трибы, однако свидетельствуют о необходимости переноса родов *Hemistylus* и *Rousselia* из трибы *Parietarieae* в трибу *Boehmerieae* и исключения из трибы *Boehmerieae* рода *Touchardia.* Они подтверждают также предполагаемое I. Friis (1989, 1993) на основе анализа комплекса морфологических и биохимических признаков близкое родство триб *Boehmerieae*, *Forsskaoleae* и *Parietarieae.* Предложен новый вариант системы семейства, основанный на совокупности всех традиционно используемых признаков и впервые выявленных нами карпологических признаков. Она включает впервые установленные 3 подсемейства *Urticoideae*, *Lecanthoideae* и *Boehmerioideae* и 5 триб, из которых одна (триба *Touchardieae*) описана нами впервые. В трибе *Boehmerieae* впервые описаны подтрибы *Boehmeriinae* и *Myriocarpinae.* Всем надродовым таксонам присущ специфический комплекс карпологических признаков.

Ключевые слова: *Urticaceae*, система новых подсемейств — *Urticoideae*, *Lecanthoideae*, *Boehmerioideae*, плод, семя, перикарпий, семенная кожура.

Сем. *Urticaceae* описано A. L. de Jussieu в 1789 г. Это обширное семейство включает 45—54 родов и 1000—1300 видов (Friis, 1993; Takhtajan, 1997; Wielgorskaya, 2003), широко распространено в тропических, субтропических и теплоумеренных областях и характеризуется значительным разнообразием жизненных форм. Ввиду отсутствия четких границ между семействами *Urticaceae* и *Moraceae* порядка *Urticales*, многие систематики XIX в., например G. Bentham и J.-D. Hooker (1880), объединяли их в одно семейство. Основными отличительными чертами *Urticaceae* являются «уртикоидные» тычинки (согнутые в бутонах и резко выпрямляющиеся при цветении) и ортотропные, базально или суббазально прикрепленные семязачатки. Группа *Conocephaloideae*, занимающая промежуточное положение между *Urticaceae* и *Moraceae*, долго была предметом дискуссий. C. C. Berg (1978) поместил роды неясного таксономического положения *Cecropia*, *Coussapoa*, *Myrianthus; Musanga*, *Pourouma* и *Poikilospermum* в новое сем. *Cecropiaceae* C. C. Berg.

Первая классификация семейства *Urticaceae* была предложена C. Gaudichaud (1830). Она носила формальный характер, так как выделенные подгруппы *Elatostemeae*, *Urereae*, *Boehmerieae*, *Parietarieae*, *Forskahleae* и *Cecropieae* можно принять либо за трибы, либо за подсемейства. Первая монографическая обработка семейства крапивовых принадлежит H. A. Weddell. Она публиковалась с небольшими изменениями в 1854, 1856—1857 и 1869 гг. Свою систему семейства Weddell (1854 и др.) основывал на классификации, предложенной C. Gaudichaud (1830), и в последнем варианте работы (Weddell, 1869) рассматривал его в объеме 43 родов; он исключил из *Urticaceae Cecropieae* (сохранив лишь род *Poikilospermum*) и установил следующие 5 триб: *Urereae* (которая должна быть названа *Urticeae*, так как включает тип семейства), *Procrideae* (*Lecantheae*), *Boehmerieae* (с подтрибами *Euboehmerieae*, *Sarcochlamydeae*, *Villebruneae* и *Maoutieae*), *Parietarieae* и *Forskohleae* (с подтрибами *Euforskohleeae* и *Australineae*). Основные различия между трибами состоят в наличии у них (*Urticeae*) или отсутствии жгучих волосков, очередных цельнокрайных листьев (имеются у *Parietarieae*), снабженных оберткой соцветий из 2 или более цветков (имеются у *Parietarieae* и *Forsskaoleae*), обоеполых цветков (имеются у *Parietaria*), по признаку числа тычинок (4—5 или 1) и по особенностям строения околоцветника пестичных цветков, который либо свободный и состоит из 2, 4 (*Urticeae*) или 3—5 листочков (*Lecantheae*), либо трубчатый, свободный или не отделяющийся от завязи (*Boehmerieae*, *Parietarieae* и *Forsskaoleae*).

Эта классификация семейства, за исключением подтриб, принята и в наше время (например, Hutchinson, 1976; Cronquist, 1981; Berg, 1983; Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997; Friis, 1993; Thorne, 2000). После исследований Weddell (1869) систему семейства в его полном объеме пересматривал I. Friis (1989, 1993). Он очертил круг проблем систематики семейства, которые предстоит решить в будущем, и пришел к выводу, что трибы, по-видимому, являются естественными группами, а их деление на подтрибы не выдержало испытания временем. Для разграничения триб и определения степени их родства этот автор придавал большое значение, среди прочих, признакам присутствия или отсутствия опушенной рудиментарной завязи в тычиночных цветках, паутинистого опушения на нижней стороне листьев, крючковидных волосков на листьях, соцветиях и околоцветнике, специфических способов диссеминации, в частности активного выбрасывания плодов выпрямляющимися стаминодиями. Последний признак был использован им для характеристики трибы *Lecantheae* (*Elatostemeae*). По мнению Friis (1989, 1993), в сем. *Urticaceae* можно различить 3 эволюционные линии: одна представлена трибой *Urticeae*, вторая — трибой *Lecantheae*, а третья включает три трибы — *Boehmerieae*, *Parietarieae* и *Forsskaoleae*, которые он комбинировал в разных вариантах, но не пришел к какому-либо окончательному таксономическому решению. Ему принадлежит идея создать для них общую группу.

Результаты сравнительно-анатомических исследований крапивовых неоднозначны. Исследования анатомии листа на сподограммах (Satake, 1931; Bigalke, 1933) в основном подтвердили общепринятое деление семейства, основанное на макроморфологических признаках. По признакам анатомического строения древесины (Bonsen, ter Welle, 1984) показано близкое родство триб *Boehmerieae*, *Parietarieae* и *Forsskaoleae*; по морфологии пыльцевых зерен (Sorsa, Huttunen, 1975) сближаются трибы *Boehmerieae* и *Parietarieae*, а род *Droguetia* (*Forsskaoleae*) соответствует скорее трибе *Boehmerieae*, а не *Forsskaoleae*. Упомянутые исследования выявили неоднородность триб *Boehmerieae* и *Forsskaoleae*. Особенно проблематичными являются роды *Touchardia* и *Myriocarpa* (*Boehmerieae*). По мнению I. Friis (1989), они не должны быть включены в группу, объединяющую *Boehmerieae*, *Forsskaoleae* и *Parietarieae*. И. А. Грудзинская (1986) отметила также гетерогенность трибы *Parietarieae* и возможность переноса рода *Hemistylus* из этой трибы в трибу *Boehmerieae*. Позже это было подтверждено результатами карпологического исследования (Кравцова, 1992).

Значение карпологических признаков для систематики сем. *Urticaceae*

Из карпологических признаков для систематики семейства ранее использовались морфологические признаки плода, семени и дополнительного покрова плода, наличие или отсутствие при плодах обертки, наличие или отсутствие плотных соплодий и их форма, строение рыльца и его сохранность при плодах (например, Weddell, 1854 и др.; Chen, 1985). Такие признаки, как сочность плодов (т. е. их тип), присутствие волосков и щетинок на экзокарпии, форма семядолей и радикулы зародыша, соотношение их длины, учитывались монографом семейства (Weddell, 1854 и др.) при выделении триб и некоторых родов, например рода *Urera*, плоды представителей которого снабжены разросшимся ягодовидным околоцветником. Строение плода, относящегося к редкому для семейства типу крылатка, было принято во внимание W.-L. Chew (1965) при описании рода *Discocnide*. Bechtel (1921) определил, что трибы и роды в пределах триб различаются, кроме того, по особенностям васкулярной системы завязи.

Проведенное сравнительное исследование структуры плодов у 214 видов из 44 родов и всех триб *Urticaceae* (Кравцова, 1991, 1992, 2000, 2001а, 2001б, 2002, 2003, 2005 и др.; Кравцова, Гельтман, 1994; Кравцова, Яковлева, 1997, 1998; Kravtsova, Friis, Wilmot-Dear, 2000, 2003) позволило выявить ряд новых, важных для систематики семейства морфолого-анатомических признаков плода. Среди них наибольшее значение имеют анатомические признаки перикарпия, семенной кожуры и экстракарпеллятных органов, число и тип плодов, заключенных в обертку, наличие или отсутствие специфических типов плода и семени, некоторые особенности строения гинецея. Вместе с тем выяснено, что ряд признаков (например, тип плода, строение зародыша) имеет ограниченное применение для надродовой и внутриродовой систематики крапивовых по причине широкого варьирования и перекрывания в пределах рода и близких родов или параллельного развития. Так, для *Boehmeria* Нового Света показано (Kravtsova, Friis, Wilmot-Dear, 2000), что костянковидные плоды, по-видимому, возникли независимо в разных линиях эволюционного развития рода; строение зародыша, довольно однообразное в семействе, может значительно варьировать в пределах рода, например рода *Parietaria* (Кравцова, 1991), и у близких родов, например у родов *Hemistylus* и *Rousselia* (Кравцова, 1992).

По результатам исследования нами разработана классификация основных таксономически значимых карпологических структур.

Типы плода и перикарпия. Плоды представителей семейства можно разделить на 2 группы: сухие ореховидные и костянковидные с сочным или мясистым слоем в покрове (рис. 1). Плоды первой группы можно классифицировать как ореховидные — без дополнительного покрова, с не полностью склерифицированным перикарпием; крылатки — без покрова; ореховидные антокарпии — с сухими дополнительным покровом и перикарпием; крылатковидные антокарпии. Среди последних различаются 2 типа (или подтипа) плодов по происхождению крыла — с крылом из перикарпия, покрытого пленчатым околоцветником (собственно крылатковидный антокарпий), и с крылом, образованным околоцветником или брактеями (псевдокрылатка). Ко второй группе плодов относятся пиренарии (без дополнительного покрова, со слизевыми клетками в мезокарпии) и костянковидные антокарпии, имеющие сухой или сочный дополнительный покров. Перикарпий антокарпиев соответствует либо ореховидному плоду (не полностью склерифицированный), либо ореху (полностью склерифицированный), либо пиренарию. Распределение типов плода в семействе показано в таблице.

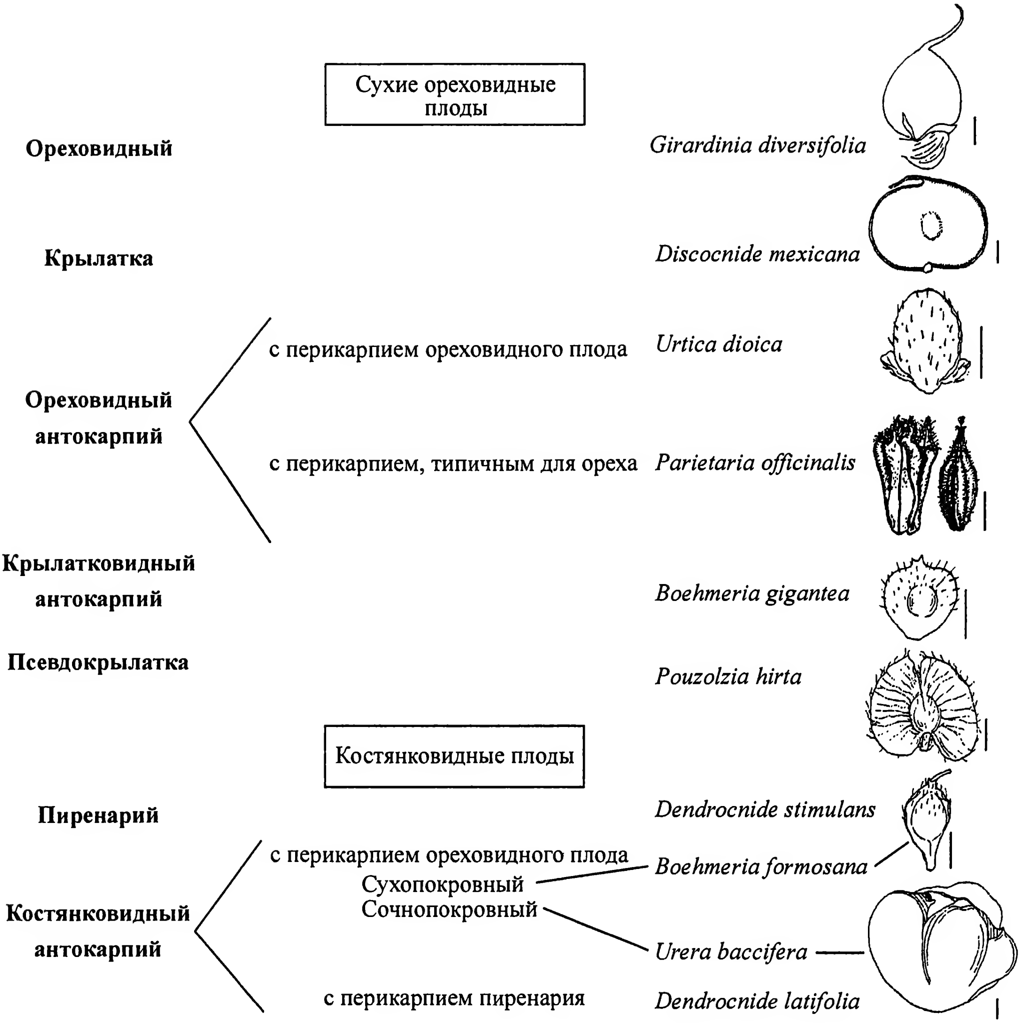


Рис. 1. Типы плодов в сем. *Urticaceae*.
Масштабная линейка — 1 мм.

Перикарпий в сем. *Urticaceae* разнообразного строения, от пленчатого до деревянистого. Он дифференцирован большей частью на экзо-, мезо- и эндокарпий, а в трех родах трибы *Parietarieae* состоит лишь из экзо- и эндокарпия. Мезокарпий редко гистологически однородный, обычно он дифференцирован на несколько анатомо-топографических зон. Степень склерификации перикарпия, число его слоев, дифференциация на анатомо-топографические зоны, наличие или отсутствие высокоспециализированных клеток — слизевых, кристаллоносных, типа гидроцитов и передаточных, строение и локализация этих клеток, характерное сочетание клеточных слоев имеют большое значение для систематики таксонов всех уровней, особенно для уточнения объема и границ родов (Кравцова, 1992, 2000, 2001а, 2001б, 2002а; Кравцова, Гельтман, 1994; Kravtsova et al., 2000, 2003). Кроме того, имеют значение характер минерализации тканей перикарпия и минеральных включений — аморфные, кристаллические или кремниевые тельца, а также тип кристаллических отложений (призматические кристаллы, друзы или рафиды) и форма призматиче-

Распределение карпологических признаков в сем. *Utricaceae*

Род	Тип плода	Перикарпий			Вариант строения семени	Тип и вариант семенной кожуры
		тип	подтип	вариант		
Subfam. *Urticoideae*						
Dendrocnide	Ореховидный, пиренарий, ореховидный антокарпий с ореховидным перикарпием, костянковидный антокарпий с ореховидным и костянковидным перикарпием	Dendrocnide	1) Со слизью в мезокарпии	Dendrocnide Gyrotaenia	I	U (D) и U (U)
			2) Не содержащий слизи			
		Urtica и сходный	Экзогидроцитный	Urtica		
		Laportea amberana и сходный				
Discocnide	Крылатка	Laportea amberana			I	U (U)
Girardinia	Ореховидный	Girardinia			I	U (G)
Gyrotaenia	Пиренарий	Dendrocnide	Со слизью в мезокарпии	Gyrotaenia	II	Бесструктурная
Hesperocnide	Сухопокровный костянковидный антокарпий с ореховидным перикарпием	Urtica	Экзогидроцитный	Urtica	I	U (U)
Laportea sect. *Laportea*	Ореховидный	»	Безгидроцитный		I	U (U)
			Экзогидроцитный	Urtica		
		Laportea amberana				
Laportea sect. *Fleurya*	Ореховидный антокарпий с ореховидным перикарпием	Urtica	»	»	I	U (U)
Nanocnide	То же	»	»	»	I	U (U)
Obetia	Псевдокрылатка	»	»	»	I	U (U)
Urera	Сочнопокровный костянковидный антокарпий с ореховидным перикарпием	Urera	»	»	I	U (U)
		Urtica и сходный				
Urtica	Ореховидный антокарпий с ореховидным перикарпием	Urtica	»	»	I	U (U)
Subfam. *Lecanthoideae* Tribus *Lecantheae*						
Achudemia	Ореховидный	Urtica	Мезогидроцитный	Achudemia	I	Упрощенная (сходна с U)
Elatostema	»	»	Безгидроцитный		III	Упрощенная, почти бесструктурная
			Мезогидроцитный	Achudemia		
		Lecanthus				

Продолжение таблицы

Род	Тип плода	Перикарпий			Вариант строения семени	Тип и вариант семенной кожуры
		тип	подтип	вариант		
Lecanthus	Ореховидный	Lecanthus			I	Упрощенная (сходна с U)
Pellionia	»	Urtica	Мезогидроцитный	Achudemia	I, III	Упрощенная, почти бесструктурная
			Переходный между безгидроцитным и мезогидроцитным			
Pilea	»	Urtica и сходный	Безгидроцитный		I	M (M) или упрощенная (сходна с U)
			Экзогидроцитный	Pilea		
			Мезогидроцитный	Achudemia		
		Urtica упрощенный				
Procris	Сочнопокровный костянковидный антокарпий с ореховидным перикарпием	Urtica	Безгидроцитный	»	I	Упрощенная (сходна с U)
Tribus *Touchardieae*						
Touchardia	Сочнопокровный костянковидный антокарпий с ореховидным перикарпием	Urtica (слизь только в незрелых плодах)	Экзогидроцитный	Pilea	I	T
Subfam. *Boehmerioideae* Tribus *Boehmerieae* Subtribus *Boehmeriinae*						
Archiboehmeria	Сухопокровный костянковидный антокарпий с ореховидным перикарпием	Urtica	Безгидроцитный		I	B (B)
Astrothalamus	То же	»	»		II	Редуцирована, сходна с B (B)

Boehmeria	Ореховидный антокарпий с перикарпием ореховидным или типичным для ореха, сухопокровный костянковидный антокарпий с ореховидным перикарпием, крылатковидный антокарпий, псевдокрылатка	Boehmeria Debregeasia wallishiana Chamabainia Urtica Urtica упрощенный	Boehmeria Chamabainia Безгидроцитный Мезогидроцитный	B. ramiflora B. repens Boehmeria	I, II	B (B)
Chamabainia	Ореховидный антокарпий с перикарпием, типичным для ореха	Chamabainia	Chamabainia		I	B (B)
Cypholophus	Сочнопокровный костянковидный антокапий с ореховидным перикарпием	Boehmeria	Boehmeria	B. ramiflora	II	B (B)
Debregeasia	То же	Urtica Debregeasia wallishiana	Безгидроцитный		II	B (B)
Gibbsia	Ореховидный антокарпий	Maoutia	Gibbsia			
Leucosyce	Ореховидный	»	Maoutia Gibbsia		II	M (M)
Maoutia	»	»	Maoutia		II	M (M)
Neodistemon	Ореховидный антокарпий с перикарпием, типичным для ореха	Pouzolzia			I	B (B)
Neraudia	Сочнопокровный костянковидный антокарпий с ореховидным перикарпием	Neraudia			I	B (B)
Nothocnide	То же	Oreocnide	Oreocnide		II	B (B)
Oreocnide	» »	»	»			M (O)
Phenax	Ореховидный антокарпий с перикарпием ореховидным или типичным для ореха	Urtica упрощенный			I	M (O)
Pipturus	Сочнопокровный костянковидный антокарпий с перикарпием, типичным для ореха	Pouzolzia			I	B (B)
Pouzolzia	Ореховидный антокарпий с перикарпием, типичным для ореха	»			I	B (B)
Hemistylus	Ореховидный антокарпий с перикарпием, типичным для ореха, псевдокрылатка	»			I	B (B)

Продолжение таблицы

Род	Тип плода	Перикарпий			Вариант строения семени	Тип и вариант семенной кожуры
		тип	подтип	вариант		
Rousselia	Ореховидный антокарпий с перикарпием, типичным для ореха, псевдокрылатка	Pouzolzia			I	B (B)
Sarcochlamys	Сочнопокровный костянковидный антокарпий с ореховидным перикарпием	Urtica	Безгидроцитный		II	B (B)
Subtribus *Myriocarpinae*						
Myriocarpa	Ореховидный	Urtica упрощенный			I	Редуцирована, ? сходна с T
Tribus *Forsskaoleae*						
Australina	Ореховидный антокарпий с перикарпием, типичным для ореха	Chamabainia	Droguetia		I	B (F)
Droguetia	То же	»	»		I	B (F)
Didymodoxa	Ореховидный	Oreocnide	Didymodoxa		I	(O-F)
Forsskaolea	»	Boehmeria	Forsskaolea		I	B (F)
Tribus *Parietarieae*						
Gesnouinia	Ореховидный антокарпий с очень тонким ореховидным перикарпием	Parietaria			I	P
Parietaria	Ореховидный антокарпий с перикарпием, типичным для ореха или с очень тонким ореховидным, псевдокрылатка	»			I, II	P
Soleirolia	Ореховидный антокарпий с перикарпием, типичным для ореха	»			I	P

Примечание. B, M, P, T, U — структурные типы семенной кожуры Boehmeria, Maoutia, Parietaria, Touchardia, Urtica соответственно; (B, D, F, G, M, O, U) — варианты семенной кожуры Boehmeria, Dendrocnide, Forsskaolea, Gyrotaenia, Maoutia, Oreocnide, Urtica сответственно. По причине недостаточного количества материала не определен вариант строения семени у *Gibbsia insignis*.

ских кристаллов (Кравцова, Яковлева, 1997, 1998). Учитывая эти признаки, можно различить 2 категории перикарпия — полностью и не полностью склерифицированный — и 15 структурных типов (рис. 2—6), некоторые с подтипами и вариантами.

I — перикарпий не полностью склерифицированный (рис. 2—5)

Тип **Dendrocnide** (рис. 2, *1—4*) — сравнительно многослойный (до 6—19 слоев клеток), без слизи или со слизью в мезокарпии, экзокарпий пленчатый, редко кожистый (*D. nervosa*), мезокарпий со сплошной танинсодержащей зоной, гистологиче-

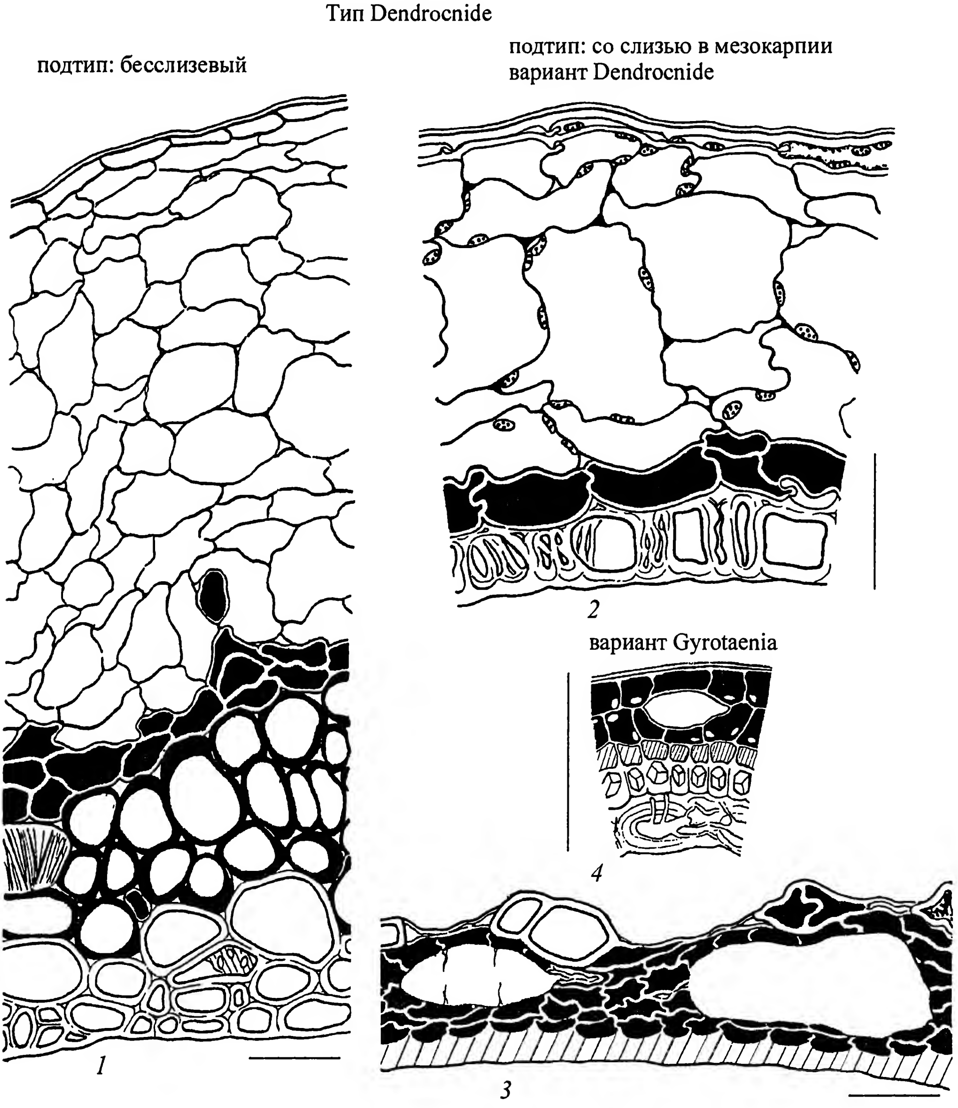
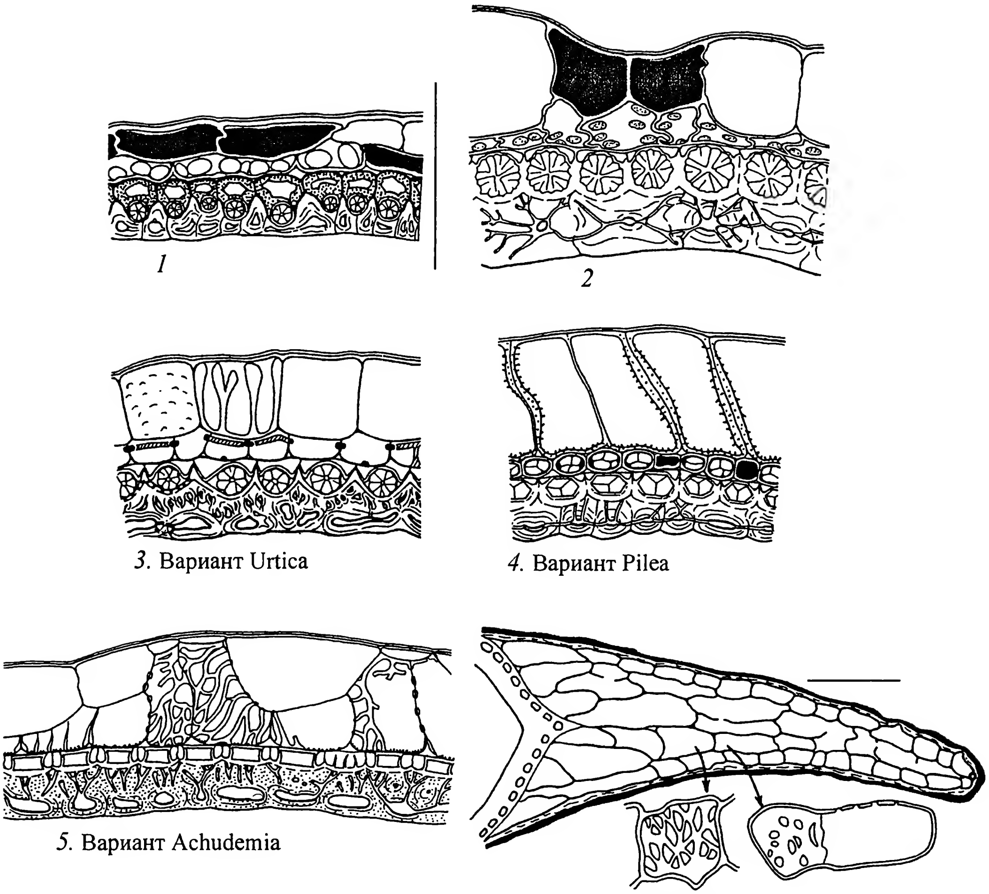


Рис. 2. Не полностью склерифицированный перикарпий у представителей сем. *Urticaceae*. Тип Dendrocnide.

1 — *Dendrocnide sinuata*, *2* — *D. oblanceolata*, *3* — *D. meyeniana* f. *meyeniana*, *4* — *Gyrotaenia* sp. Масштабная линейка — 50 мкм.

Тип Urtica



3. Вариант Urtica

4. Вариант Pilea

5. Вариант Achudemia

6. Вариант Boehmeria

Рис. 3. Не полностью склерифицированный перикарпий у представителей сем. *Urticaceae*. Тип Urtica. *1* — *Laportea canadensis*, *2* — *Procris crenata*, *3* — *Urtica dioica*, *4* — *Pilea symmeria*, *5* — *Achudemia japonica*, *6* — *Boehmeria caudata*. Масштабная линейка — 50 мкм.

ски слабо дифференцирован или с нечеткой послойной дифференциацией, большей частью без кристаллоносного слоя. Характерен для *Gyrotaenia* и некоторых видов рода *Dendrocnide*. Подтипы:

не содержащий слизи (рис. 2, *1*) — толстый, до 14—19 клеточных слоев, мезокарпий без слизи, дифференцирован на наружную паренхимную зону и внутреннюю танинсодержащую, с единичными кристаллоносными клетками, содержащими рафиды; эндокарпий из нескольких (до 7) слоев склереид. Характерен для *D. nervosa* и *D. sinuata*;

со слизью в мезокарпии (рис. 2, *2*—*4*) — сравнительно тонкий, до 6—8 клеточных слоев, мезокарпий с нечеткой послойной дифференциацией и со слизевыми клетками, рассеянными в нем или образующими полости, кристаллоносные клетки (с друзами или призматическими кристаллами) рассеяны в мезокарпии или образуют его внутренний слой. Варианты:

Dendrocnide (рис. 2, *2*, *3*) — кристаллоносный слой отсутствует. Характерен для *D. elliptica*, *D. meyeniana* f. *meyeniana*, *D. stimulans* и *D. oblanceolata*;

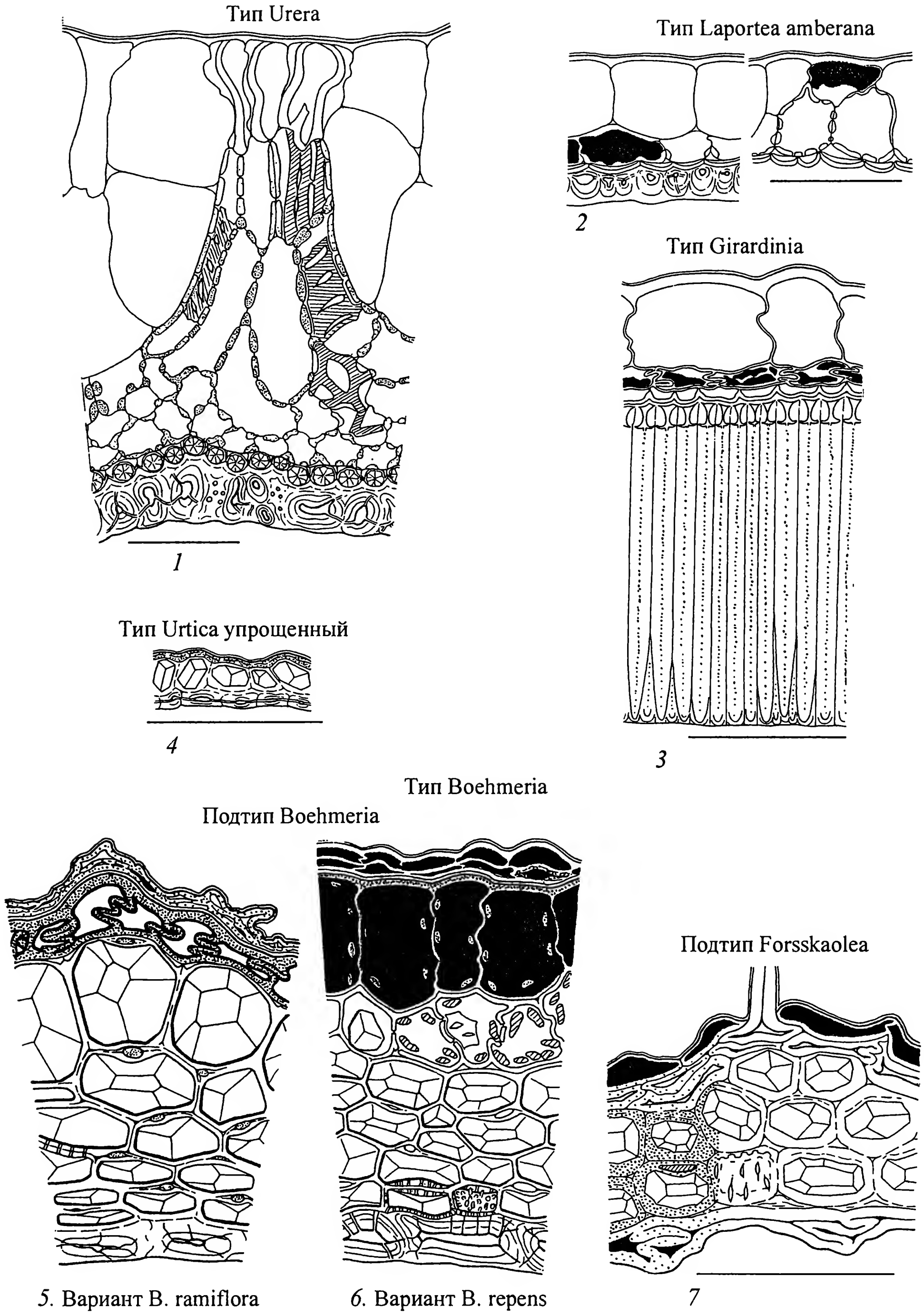


Рис. 4. Не полностью склерифицированный перикарпий у представителей сем. *Urticaceae*. Типы Urera, Laportea amberana, Girardinia, Urtica упрощенный, Boehmeria.

1 — Urera baccifera, 2 — Laportea amberana, 3 — Girardinia diversifolia, 4 — Pilea microphylla, 5 — Boehmeria ramiflora, 6 — B. repens, 7 — Forskaolea angustifolia. Масштабная линейка —50 мкм.

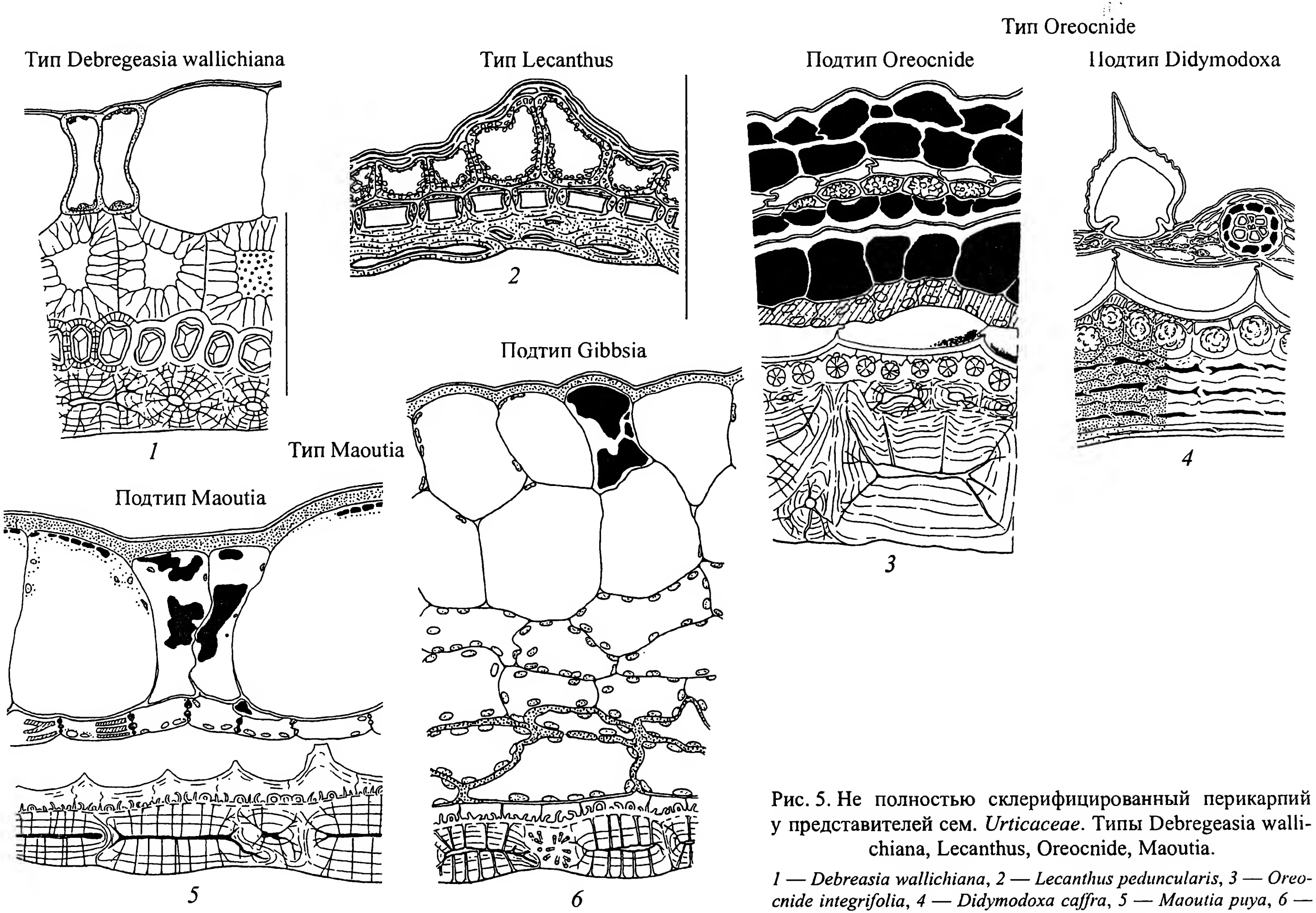


Рис. 5. Не полностью склерифицированный перикарпий у представителей сем. *Urticaceae*. Типы Debregeasia wallichiana, Lecanthus, Oreocnide, Maoutia.

1 — *Debreasia wallichiana*, *2* — *Lecanthus peduncularis*, *3* — *Oreocnide integrifolia*, *4* — *Didymodoxa caffra*, *5* — *Maoutia puya*, *6* — *Gibbsia insignis*. Масштабная линейка —50 мкм.

Gyrotaenia (рис. 2, *4*) — кристаллоносный слой имеется. Характерен для *D. latifolia* и *Gyrotaenia.*

Тип **Urtica** (рис. 3, *1—6*) — 4-слойный, со слизесодержащим экзокарпием, 2-слойным мезокарпием (наружный слой — паренхимный, внутренний — кристаллоносный) и склеренхимным эндокарпием. Встречается в трибах *Urticeae*, *Lecantheae* и *Boehmerieae.* Подтипы:

безгидроцитный (рис. 3, *1*, *2*) — в двух наружных слоях перикарпия имеются таниновые клетки, а не гидроциты. Характерен для *Laportea canadensis*, *L. bulbifera*, *Archiboehmeria*, *Astrothalamus*, *Sarcochlamys*, *Procris*, некоторых видов родов *Boehmeria*, *Debregeasia*, *Pilea* и *Elatostema*;

экзогидроцитный (рис. 3, *3*, *4*) — с клетками типа гидроцитов в экзокарпии или в двух наружных слоях перикарпия. Варианты:

Urtica (рис. 3, *3*) — гидроциты экзокарпия — не содержащие слизи клетки с утолщениями на радиальных стенках в виде вдающихся в полость вертикальных тяжей. Характерен для *Urtica*, *Hesperocnide*, *Nanocnide*, *Obetia*, секции *Fleurya* рода *Laportea*, некоторых видов рода *Urera*;

Pilea (рис. 3, *4*) — гидроциты содержат слизь, на оболочках смежных с ними клеток также развиваются вторичные утолщения, благодаря чему характер утолщений радиальных клеточных стенок гидроцитов несколько иной — вертикальные тяжи утолщений двойные; имеется и иной характер утолщений радиальных клеточных стенок гидроцитов, например кольцевые утолщения. Характерен для некоторых видов рода *Pilea.*

Мезогидроцитный (рис. 3, *5*, *6*) — с клетками типа гидроцитов в мезокарпии или в 2 наружных слоях перикарпия, при этом большее развитие они получают в мезокарпии. Характерен для некоторых видов рода *Pilea*, *Pellionia* и *Elatostema.* Варианты:

Achudemia (рис. 3, *5*) — с гидроцитами по всему мезокарпию. Характерен для *Achudemia japonica* и некоторых видов родов *Pilea*, *Pellionia* и *Elatostema*;

Boehmeria (рис. 3, *6*) — с гидроцитами в ребрах или крыльях перикарпия. Характерен для некоторых видов рода *Boehmeria.*

Тип **Urera** (рис. 4, *1*) — сравнительно многослойный (7—8 слоев клеток), сходен с типом Urtica (экзо- и мезогидроцитным подтипами), отличается наличием слизесодержащего экзо-мезокарпия, наибольшей локализацией слизи в наружном слое мезокарпия, а не в экзокарпии, а также наличием в средних слоях мезокарпия нескольких однотипных слоев клеток типа гидроцитов. Характерен для двух видов рода *Urera* (*U. baccifera* и *U. sandwiciensis*).

Тип **Laportea amberana** (рис. 4, *2*) — из 4 различным образом дифференцированных клеточных слоев, сходен с типом Urtica (безгидроцитным или мезогидроцитным подтипами), однако не имеет кристаллоносного слоя (присутствуют лишь клетки с рафидами), а иногда лишенный также слизи; характерен для некоторых видов родов *Dendrocnide* (*D. excelsa*, *D. carriana*) и *Laportea* (*L. amberana*, *L. perrieri*) и *Discocnide.*

Тип **Girardinia** (рис. 4, *3*) — 4-слойный, без слизесодержащего и кристаллоносного слоев, эндокарпий палисадовидный, образован слаболопастными макросклереидами. Характерен для рода *Girardinia.*

Тип **Urtica упрощенный** (рис. 4, *4*) — 3-слойный, экзокарпий представлен (кроме выступов) коричневой пленкой с неразличимой на срезе клеточной структурой, наружный слой мезокарпия большей частью облитерирован. Характерен для *Myriocarpa*, *Phenax*, некоторых видов родов *Boehmeria*, *Nothocnide*, *Pilea.*

Тип **Boehmeria** (рис. 4, *5—7*) — относительно многослойный (5—9 слоев клеток), с разнообразным экзокарпием (пленчатым, танинсодержащим, иногда палисадовидным, или слизесодержащим); мезокарпий из нескольких кристаллоносных слоев, иногда местами разделенных склеренхимой, либо дифференцирован на наружную толстостенную паренхиму и внутреннюю многослойную кристаллоносную зону. Характерен для родов *Cypholophus*, *Forsskaolea* и некоторых видов рода *Boehmeria* (*B. blumei*, *B. pavonii*, *B. radiata*, *B. ramiflora*, *B. repens*). Подтипы:

Boehmeria (рис. 4, *5*, *6*) — эндокарпий образован толстостенными брахисклереидами. Варианты:

B. ramiflora (рис. 4, *5*) — мезокарпий не дифференцирован на зоны (*Boehmeria blumei*, *B. pavonii*, *B. radiata*, *B. ramiflora*, *Cypholophus*);

B. repens (рис. 4, *6*) — мезокарпий дифференцирован на наружную толстостенную паренхиму и внутреннюю многослойную кристаллоносную зону (*B. repens*).

Forsskaolea (рис. 4, *7*) — эндокарпий образован склереидами, сходными со сжатыми толстостенными паренхимными клетками (*Forsskaolea*).

Тип **Debregeasia wallichiana** (рис. 5, *1*) — 4—5-слойный, сходен с типом Urtica (безгидроцитным подтипом), отличается склеренхимными 1—2 наружными слоями мезокарпия, образованными брахисклереидами, и иным строением кристаллоносных клеток. Характерен для *Debregeasia wallichiana* и некоторых видов рода *Boehmeria*.

Тип **Lecanthus** (рис. 5, *2*) — 4-слойный, с пленчатым экзокарпием, 2-слойным мезокарпием (наружный слой — склерифицированный крупноклетный, внутренний — кристаллоносный) и склеренхимным эндокарпием. Характерен для рода *Lecanthus* и некоторых видов рода *Elatostema* (*E. stipulosum*).

Тип **Oreocnide** (рис. 5, *3*, *4*) — различен по числу слоев клеток (4—10), строению экзо- и эндокарпия, мезокарпий с двумя характерными смежными минерализованными неразделимыми слоями: верхний — с кремнеземом в утолщенной внутренней стенке клеток, нижний — с друзами оксалата кальция (или кремниевыми тельцами) и аморфным кремнеземом в разных частях клеточной полости. Подтипы:

Oreocnide (рис. 5, *3*) — экзокарпий танинсодержащий, эндокарпий из 1 слоя толстостенных брахисклереид. Характерен для *Oreocnide* и *Nothocnide molissima*.

Didymodoxa (рис. 5, *4*) — экзокарпий пленчатый, без танинов, эндокарпий 3—4-слойный, образован склереидами, сходными со сжатыми толстостенными паренхимными клетками. Характерен для *Didymodoxa*.

Тип **Maoutia** (рис. 5, *5*, *6*) — 4—7-слойный, сходен с типом Urtica (безгидроцитным подтипом), отличается содержанием во внутреннем слое мезокарпия не кристаллов, а аморфного кремнезема, иногда присутствием в мезокарпии нескольких однотипных паренхимных слоев. Характерен для *Gibbsia*, *Leucosyce* и *Maoutia*. Подтипы:

Maoutia (рис. 5, *5*) — слизь имеется лишь в экзокарпии;

Gibbsia (рис. 5, *6*) — слизь находится в двух наружных слоях перикарпия — экзокарпии и наружном слое мезокарпия.

II — перикарпий полностью склерифицированный (рис. 6)

Тип **Chamabainia** (рис. 6, *1*, *2*) — различен по числу слоев клеток (3—6), строению экзо- и эндокарпия, характеризуется сочетанием твердого экзокарпия (из клеток с толстой, импрегнированной танинами оболочкой или из более тонкостенных

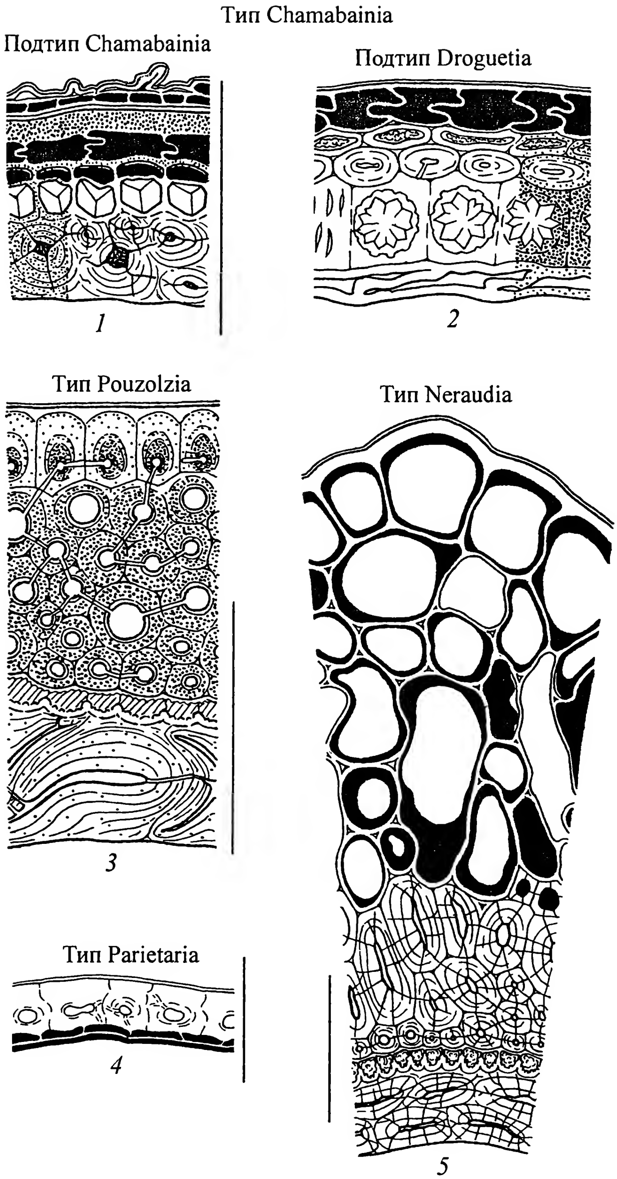


Рис. 6. Полностью склерифицированный перикарпий у представителей сем. *Urticaceae*. Типы Chamabainia, Pouzolzia, Parietaria, Neraudia.

1 — Chamabainia cuspidata, 2 — Droguetia iners, 3 — Pouzolzia mixta, 4 — Soleirolia soleirolii, 5 — Neraudia sericea. Масштабная линейка —50 мкм.

клеток с твердым танинонoсным содержимым) и кристаллоносного слоя мезокарпия, иногда значительно редуцированного. Подтипы:

Chamabainia (рис. 6, *1*) — эндокарпий из 1—4 слоев толстостенных брахисклереид. Характерен для *Chamabainia*;

Droguetia (рис. 6, *2*) — эндокарпий образован склереидами, сходными со сжатыми толстостенными паренхимными клетками. Характерен для *Australina* и *Droguetia*.

Тип **Pouzolzia** (рис. 6, *3*) — с различным числом слоев клеток (4—11), полностью склерифицирован и сильно минерализован, экзо- и мезокарпий с толстыми, импрегнированными кремнеземом клеточными оболочками, наружный слой (слои) мезокарпия — из волокновидных клеток, внутренний содержит аморфный кремнезем. Характерен для *Neodistemon*, *Pipturus*, *Pouzolzia*, *Hemistylis*, *Rousselia*.

Тип **Parietaria** (рис. 6, *4*) — 3—4-слойный, полностью склерифицирован и сильно минерализован, из двух зон: экзокарпия с толстыми, импрегнированными кремнеземом клеточными оболочками и эндокарпия из 2—3 тонких танинсодержащих слоев. Характерен для *Gesnouinia*, *Parietaria* и *Soleirolia*.

Тип **Neraudia** (рис. 6, *5*) — толстый, многослойный (до 22 слоев клеток), сравнительно крупноклеточный, со сложной зональностью лигнифицированного мезокарпия, сходен с типом Pouzolzia по наличию кремнезема в оболочке клеток экзокарпия (в этом типе — только в наружной тангенциальной стенке), присутствию волокновидных клеток в мезокарпии (однако лишь в средней зоне) и кремниевого содержимого в клетках его внутреннего слоя. Характерен для *Neraudia*.

Распределение структурных типов, подтипов и вариантов перикарпия в семействе показано в таблице.

Хотя в разных линиях развития семейства (трибах) параллельно формируется сходная структура перикарпия, первичное его строение и некоторые направления развития специфичны в трибах. Параллельно возникающая однотипная структура перикарпия (типы Urtica, Urtica упрощенный) представлена в трибах большей частью разными подтипами и вариантами, различающимися структурными деталями: гидроциты за редким исключением отсутствуют в экзокарпии представителей триб *Boehmerieae*, *Forsskaoleae* и *Parietarieae*, но характерны для *Urticeae* и *Lecantheae*. Четкого различия между всеми трибами по строению перикарпия нет, так как безгидроцитный подтип типа Urtica встречается у представителей трех крупных триб — *Urticeae*, *Lecantheae* и *Boehmerieae*. Трибы *Forsskaoleae* и *Parietarieae* тем не менее отчетливо диагностируются по структурным особенностям перикарпия, в частности по числу его слоев и отсутствию типичного склерифицированного эндокарпия.

Особенности строения перикарпия позволяют различать виды во многих изученных родах. Однако в некоторых из них, например у *Forsskaolea* (Кравцова, 2000), *Pouzolzia* (Kravtsova, Friis, Wilmot-Dear, 2003), такая диагностика затруднена в связи со значительным варьированием структуры перикарпия в пределах вида или даже особи, а в роде *Parietaria* — в связи с однообразным его строением (Кравцова, 1991б).

Строение семени и типы семенной кожуры. Полученные результаты позволили выделить в сем. *Urticaceae* 3 варианта строения семени по признакам взаимного расположения фертильного плодолистика и структур семени — зародыша и эндосперма (рис. 7, *I—III*):

I. Латерально уплощенные, в сечении в основном эллиптические, зародыш прямой, семядоли параллельны латеральным сторонам плода, вдоль которых расположена основная масса эндосперма (рис. 7, *а*, *б*).

II. Более или менее латерально или дорсивентрально уплощенные, в сечении эллиптические или округло-треугольные, зародыш прямой или согнутый, семядоли расположены косо или перпендикулярно к латеральным сторонам плода; основная масса эндосперма расположена в ребрах семени и плода (рис. 7, *в—д*).

III. Не уплощенные, в сечении округлые, зародыш прямой, семядоли не параллельны латеральным сторонам плода, эндосперм скудный, однослойный, расположен равномерно по периметру семени (рис. 7, *е*).

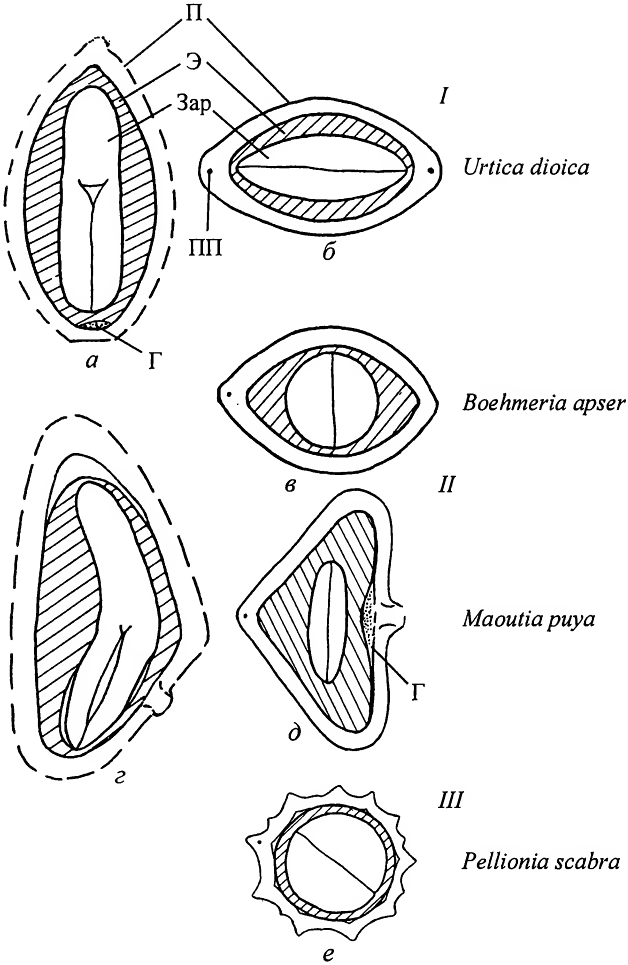


Рис. 7. Строение семян у представителей сем. *Urticaceae*.

I—III — варианты строения семян; *а*, *г* — семена на продольном срезе; *б*, *в*, *д*, *е* — на поперечном. Г — гипостаза, Зар — зародыш, П — перикарпий, ПП — проводящий пучок, Э — эндосперм.

Строение семени не определяет четких границ между трибами (см. таблицу). Тем не менее распределение вариантов по трибам различно. Так, для *Urticeae*, *Forsskaoleae* и *Parietarieae* характерны семена *I* варианта, для *Lecantheae* — *I* и *III*, для *Boehmerieae* — *I* и *II* вариантов. По строению семени различаются роды в пределах триб и виды одного рода, например *Boehmeria* (Kravtsova et al., 2000). Ограниченность использования этого признака для целей систематики обусловлена его варьированием в пределах некоторых видов, например видов рода *Boehmeria*.

Выяснено, что семенная кожура крапивовых более консервативна по сравнению с перикарпием. Выделенные нами (Кравцова, 2003) ее типы — Urtica (упрощенная экзотестально-эндотестальная), Boehmeria (упрощенная эндотестально-эндотегмальная), Maoutia (упрощенная экзотестально-эндотегмальная, 3-слойная), Parietaria (упрощенная экзотестально-эндотегмальная, 2-слойная, с пластидами в экзотесте), Touchardia (упрощенная эндотестальная), некоторые с вариантами, различающиеся по степени редукции слоев, их числу, наличию или отсутствию танинов и пластид, а также более или менее развитого эндотегмена, характеризуют в основном трибы (см. таблицу).

Анатомическое строение дополнительного покрова плода имеет значение для систематики триб *Boehmerieae* и *Parietarieae*, у представителей которых формирующийся из околоцветника покров структурирован. Выяснено, что важно не только его строение, но также наличие или отсутствие прочного соединения с перикарпием. Особенности строения покрова, а также характер участия околоцветника в формировании стенки плода являются диагностическими признаками для родов, внутриродовых таксонов и многих видов из этих триб. Например, близкие роды *Nothocnide* и *Pipturus* отличаются от других родов трибы бемериевых присутствием в мезофилле околоцветника при плодах клеток с минерализованной слизью (Кравцова, 2001а). А в родах *Boehmeria* и *Pouzolzia* строение покрова плода нередко видоспецифично или различно у групп близких видов.

Значение для систематики имеют такие признаки строения гинецея, как наличие в завязи одного или двух проводящих пучков — дорсальных проводящих пучков плодолистиков (2 имеется в некоторых родах трибы *Urticeae*, иногда не у всех видов) (1); наличие необычной асимметрии гинецея и плода, что выражается в развитии в зрелых плодах одного крыла или крупного ребра, иногда полого (встречаются у представителей некоторых родов триб *Boehmerieae* и *Forsskaoleae*) (2). Нами показано, что эти образования являются рудиментом стерильного плодолистика, лишенным сосудистого снабжения, что подтверждается наличием у одного из таких плодов (в роде *Boehmeria*, неопубликованные материалы) также второго столбика. Использование структуры гинецея для целей систематики ограничено, так как она может варьировать в пределах одного рода (например, рода *Dendrocnide*), и нет резких границ между трибами. Однако анализ полученных материалов позволяет предположить, что псевдомономерный гинецей *Urticaceae* мог сформироваться двумя способами: в трибе *Urticeae* путем постепенной редукции, при которой сохраняется проводящий пучок рудиментарного плодолистика, в других линиях развития в семействе — путем резкой редукции, при которой плодолистик исчезает, не оставляя видимых рудиментов. Внезапная потеря одного из плодолистиков отмечена также для гинецея клады *Willdenowia* из сем. *Restionaceae* (Ronse Decraene et al., 2001).

Перечисленные признаки имеют разный таксономический вес для таксонов различного уровня. Диагностическими признаками трибы могут служить: за редким исключением, строение дополнительного покрова плода (разделенного на доли или трубчатого, свободного или плотно прилегающего), наличие или отсутствие при плодах обертки, а также число и тип заключенных в обертку плодов, наличие или отсутствие слизесодержащего экзокарпия, а также гидроцитов в нем, и их строение; наличие или отсутствие мезокарпия и/или типичного склерифицированного эндокарпия из толстостенных склереид, за некоторыми исключениями, тип и вариант семенной кожуры. В распределении карполого-анатомических признаков внутри семейства имеется некоторая мозаичность, что свойственно большинству других признаков, используемых в его систематике (Friis, 1989).

Значение признаков строения плода для внутриродовой систематики неодинаково для разных родов. Оно наибольшее для предположительно древних родов, таких как *Dendrocnide* и *Boehmeria*, строение плода и семени в которых разнообразно и характеризуется наличием разных эволюционных уровней организации и нескольких структурных типов. Для таких родов имеют таксономический вес признаки строения гинецея, сохраняющего у примитивных видов видимые рудименты редуцированного плодолистика.

Предложенные изменения в системе сем. *Urticaceae*

Результаты сравнительно-карпологического исследования согласуются большей часть с системой семейства, разработанной Weddell (1854 и др.), его делением на трибы. Они, однако, свидетельствуют о неоднородности триб *Boehmerieae* и *Parietarieae*. Показана необходимость ревизии трибы *Boehmerieae* путем отказа от существующего деления на подтрибы, включения в нее родов *Hemistylus* и *Rousselia*, помещенных Weddell в трибу *Parietarieae*, но обнаруживающих наибольшее сходство с родами *Pouzolzia* и *Neodistemon* из бемериевых, исключения рода *Touchardia*, объединения родов *Pouzolzia* и *Memorialis* (incl. *Gonostegia*). Роды *Hemistylus* и *Neodistemon* сходны не только по структуре перикарпия, но также по наличию снабженных оберткой соплодий и одинаковой форме гетерокарпии (Кравцова, 2002б). Показано изолированное положение в трибе рода *Myriocarpa*, не соответствующего *Boehmerieae* по васкулярной анатомии плода (Кравцова, 2001а), но обнаруживающего с ней сходство по некоторым признакам семенной кожуры и наличию щетинок (волосков с расширенным основанием) на экзокарпии. Не подтверждено также деление трибы *Forsskaoleae* на подтрибы *Forsskaolinae* и *Australininae* (Weddell, 1856—1857, 1869; Friis, Wilmot-Dear, 1988).

Карпологические материалы позволили прояснить положение проблематичного рода *Touchardia*. Он резко отличается по строению перикарпия и семенной кожуры от других представителей трибы *Boehmerieae* (Кравцова, 2001а, 2003в). Это согласуется с обособленностью рода в трибе по анатомии древесины (Bonsen, ter Welle, 1984) и листа (Bigalke, 1933) и подтверждает предложение Friis (1989а) исключить его из данной трибы. По особенностям строения перикарпия, а именно наличию характерных гидроцитов в клетках двух наружных слоев и структуре склереид эндокарпия, род *Touchardia* близок к роду *Pilea* из трибы *Lecantheae* (Кравцова, 2002а), что показывает необходимость его переноса в эту трибу, куда его и помещал Weddell (1854) в первом варианте системы семейства. Вместе с тем по многим признакам — отсутствие стаминодиев, точковидные цистолисты, особенности строения соцветия и соплодия, пыльцевых зерен (Sorsa, Huttunen, 1975), семенной кожуры (Кравцова, 2003) — *Touchardia* занимает обособленное положение в группе лекантовых.

Результаты подтверждают также предполагаемое Friis (1989, 1993) на основе анализа морфологических и биохимических признаков близкое родство триб *Boehmerieae*, *Forsskaoleae* и *Parietarieae*. Их объединяет ряд общих карпологических признаков. Плоды являются антокарпиями большей частью с трубчатым покровом из околоцветника или плоды голые благодаря редукции околоцветника, во всех трех трибах имеются плоды, заключенные в обертку, и плоды с полностью склерифицированным перикарпием. Косвенным свидетельством может служить предполагаемое происхождение семенной кожуры представителей триб *Forsskaoleae* и *Parietarieae* от семенной кожуры типа Boehmeria (Кравцова, 2003). Трибы *Boehmerieae* и *Forsskaoleae* сближаются, кроме того, по наличию в некоторых родах рудиментов 2-го плодолистика в форме крупного ребра или крыла, а также экзокарпия, несущего волоски, общих типов строения перикарпия (типы Boehmeria, Chamabainia, Oreocnide) и семенной кожуры (тип Boehmeria). Перикарпий типа Parietaria, в котором хорошо выражен лишь окремневший экзокарпий, может быть результатом редукции перикарпия типа Pouzolzia. Это указывает на возможное происхождение от общего предка трибы *Parietarieae* и группы бемериевых, объединяющей *Pouzolzia* и близкие роды. Самостоятельность триб *Boehmerieae*, *Forsskaoleae* и *Parietarieae* подтверждена признаками различного числа и типа плодов, заключенных в обертку, особенностями строения перикарпия и семенной кожуры (особые типы, подтипы и варианты) (см. таблицу).

Полученные результаты позволяют, таким образом, предложить новый вариант системы сем. *Urticaceae*, включающего 3 подсемейства и 5 триб (одна предложена впервые), которым присущ специфический комплекс карпологических признаков.

Fam. *URTICACEAE* Juss.

Typus: *Urtica* L.

Subfam. 1. Urticoideae Kravtsova subfam. nov.

Urticaceae trib. *Urticeae* Friis, 1989, Syst. Assoc. Spec. 40B : 303. — *Urticeae* grex *Urereae* Gaudich., 1830, Bot. Voy. Uran., 12 : 496. — *U.* trib. *Urereae* Weddell, 1854, Ann. Sci. Nat. Bot., Ser. 4, 1 : 174.

Листья очередные или супротивные, обычно равносторонние. Прилистники стеблевые, боковые или пазушные. Цистолиты в основном точечные. Соцветия не снабжены оберткой. Цветки раздельнополые. Тычиночные цветки 4—5-мерные, с рудиментарной завязью. Пестичные цветки обычно со свободным околоцветником из 4 листочков, одна пара нередко крупнее, чем другая. Стаминодии отсутствуют. Гинецей в некоторых родах с рудиментом 2-го плодолистика в виде дорсального проводящего пучка. Плоды антокарпии, большей частью в свободном 4-раздельном покрове (слабо дифференцированном на ткани) или без покрова благодаря отсутствию разрастания околоцветника после цветения. Перикарпий без опушения, всегда не полностью склерифицированный, часто с гидроцитами в экзокарпии, типов Dendrocnide, Gyrotaenia, Girardinia, Laportea amberana, Urera, Urtica (подтипы безгидроцитный и экзогидроцитный, вариант Urtica). Семенная кожура типа Urtica. Типы плода крылатка и пиренарий встречаются только в этой группе. Травы, кустарники или небольшие деревья, иногда лианы, редко высокие деревья. Растения со жгучими волосками.

Typus: *Urtica* L.

Genera: *Dendrocnide* Miq., *Discocnide* Chew, *Girardinia* Gaudich., *Gyrotaenia* Griseb., *Hesperocnide* Torr., *Laportea* Gaudich., *Nanocnide* Blume, *Obetia* Gaudich., *Urera* Gaudich., *Urtica* L.

Subfam. 2. Lecanthoideae Kravtsova subfam. nov.

Urticaceae trib. *Lecantheae* Weddell, 1854, Ann. Sci. Nat. Bot., Ser. 4, 1 : 174. — *Urticeae* grex *Elatostemeae* Gaudich., 1830, Bot. Voy. Uran. 12 : 493. — *Urticaceae* trib. *Procrideae* Weddell, 1856, Arch. Mus. Hist. Nat. 9 : 170—171.

Листья супротивные или очередные, обычно неравносторонние. Прилистники стеблевые, редко межчерешковые (*Touchardia*). Цистолиты линейные, редко точечные (*Touchardia*). Соцветия не снабжены оберткой. Цветки раздельнополые. Тычиночные цветки (2)4—5-мерные, в основном без рудиментарной завязи. Пестичные цветки обычно со свободным околоцветником из 3 (редко из 2 или 4—5) более или менее сросшихся листочков и присутствующими согнутыми стаминодиями. Рыльце в основном кисточковидное. Гинецей без рудиментов 2-го плодолистика. Плоды в основном без дополнительного покрова благодаря лишь слегка увеличенному после цветения 2—5-мерному свободному околоцветнику или выталкиванию их из околоцветника выпрямляющимися стаминодиями, реже плоды — антокарпии с мясистым покровом. Перикарпий без опушения, всегда не полностью склерифицированный, нередко с гидроцитами в экзо- и мезокарпии, типов Urtica (подтипы безгидроцитный, мезо- и экзогидроцитный, вариант Pilea экзогидроцитного подтипа), Urtica упрощенный, Lecanthus. Семенная кожура типов Maoutia (вариант Maoutia), Touchardia и упрощенная до почти бесструктурной, сходная с типом Urtica по значительной редукции эндотегмена. Специфическими признаками являются: способ диссеминации — автомеханохория, вариант строения семени (цилиндрического по форме, со скудным однослойным эндоспермом) и соответствующий ему торпедообразный плод. Травы, редко кустарники и кустарнички. Растения без жгучих волосков.

Typus: *Lecanthus* Weddell.

Trib. 1. *Lecantheae* Weddell, 1854, Ann. Sci. Nat. Bot., Ser. 4, 1 : 174.

Плоды ореховидные, реже костянковидные антокарпии в соплодии glandosum. Перикарпий типов Urtica, подтипы безгидроцитный, мезогидроцитный (вариант Achudemia) и экзогидроцитный (вариант Pilea), Urtica упрощенный, Lecanthus. Семенная кожура типа Maoutia (вариант Maoutia) и упрощенная до почти бесструктурной, сходная с типом Urtica по значительной редукции эндотегмена. Цистолиты линейные.

Typus: *Lecanthus* Weddell.

Genera: *Achudemia* Blume, *Elatostema* Forster, *Lecanthus* Weddell, *Meniscogyne* Gagnep., *Pilea* Lindl., *Pellionia* Gaudich., *Procris* A. L. Juss.

Trib. 2. Touchardieae Kravtsova trib. nov.

Folia alterna, longe petiolata. Stipulae magna, connatae, interpetiolares. Cystolithi punctiformi. Flores in glomerulis globosis densis, paniculata. Flores pistillate sino staminodiis. Florum pistillatorum perigonium liberum, fructifieatiore succulentum, subcampanulatum, tetralobatum. Stigma spathulatum longe papillosum, capitatum vel elongatum. Infructescentia sorosa. Fructus — anthocarpium drupifere. Pericarpium urticiforme, exohydrociticum, Pileae pericarpio simile. Endocarpii sclereidae etiam Pileae sclereidis similes. Spermodermatis typus Touchardiae. Frutices. Tribus monotypica.

Typus: *Touchardia* Gaudich.

Листья очередные, длинно-черешковые. Прилистники очень крупные, сросшиеся, межчерешковые. Цистолиты точечные. Цветки в густых шаровидных клубочках, собранных в метельчатые соцветия. Пестичные цветки без стаминодиев. Околоцветник пестичных цветков свободный, при плодах мясистый, почти колокольчатый, четырехлопастной. Рыльце лопатчатое с длинными сосочками, головчатое или удлиненное. Соплодие типа шелковицы. Плод — костянковидный антокарпий. Перикарпий типа Urtica, экзогидроцитный, сходный с перикарпием Pilea. Склереиды эндокарпия также сходны со склереидами Pilea. Семенная кожура типа Touchardia. Кустарники. Монотипная триба.

Тип: *Touchardia* Gaudich.

Для изученного вида *T. latifolia* характерны склереиды эндокарпия с щелевидной полостью, имеющей многочисленные ответвления в верхнюю часть клетки. Такие склереиды обнаружены только в двух родах крапивовых — *Touchardia* и *Pilea*.

Subfam. 3. Boehmerioideae Kravtsova subfam. nov.

Urticeae grex *Boehmerieae* Gaudich., 1830, Bot. Voy. Uran., pt 12 : 499. — *Urticaceae* trib. *Boehmerieae* Weddell, 1854, Ann. Sci. Nat. Bot., Ser. 4, 1 : 174, excl. *Touchardia*.

Листья супротивные или очередные, обычно односторонние. Прилистники присутствуют (стеблевые, черешковые, черешково-боковые, свободные или сросшиеся) или отсутствуют (trib. *Parietarieae*). Цистолиты точкообразные, редко удлиненные или линейные. Соцветия без обертки или снабжены оберткой. Цветки раздельные или полигамные (*Parietaria*). Тычиночные цветки 2—5-мерные или с 1 тычинкой и 1 листочком околоцветника. Опушенная рудиментарная завязь в тычиночных цветках присутствует или отсутствует. Пестичные цветки обычно с трубчатым околоцветником, свободным или плотно прилегающим, иногда не отделимым от завязи, либо голые. Стаминодии отсутствуют. Рыльце в основном нитевидное, линейное или кисточковидное. Гинецей в некоторых родах с рудиментом 2-го плодолистика в форме крупного ребра или крыла. Плоды антокарпии, большей частью с трубчатым покровом, свободным или плотно прилегающим, иногда неотделимым, или без покрова благодаря редукции околоцветника; некоторые развиваются из 1—5-цветкового соцветия и снабжены оберткой. Перикарпий с неопушенной или опушенной поверхностью, за редким исключением без гидроцитов в экзокарпии, не полностью склерифицирован, типов Boehmeria, Debregeasia wallichiana, Maoutia, Oreocnide, Urtica (подтипы безгидроцитный и мезогидроцитный, вариант Boehmeria), Urtica упрощенный, или полностью склерифицирован, типов Chamabainia, Neraudia, Pouzolzia, Parietaria. Семенная кожура типов Boehmeria, Maoutia, Parietaria. Кустарники, полукустарники, небольшие деревья, травы. Растения без жгучих волосков.

Typus: *Boehmeria* Jacq.

Trib. 3. *Boehmerieae* Weddell, 1854, Ann. Sci. Nat. Bot., Ser. 4, 1 : 174. — *Urticeae* grex *Boehmerieae* Gaudich., 1830, Bot. Voy. Uran., 12 : 499 (excl. *Touchardia*).

Листья очередные или супротивные, иногда неравносторонние. Прилистники стеблевые (пазушные или межчерешковые), реже черешковые, в основном свободные. Цистолиты в основном точечные. Соцветия иногда с оберткой, заключающей 2 пестичных цветка с трубчатым околоцветником. Обоеполые цветки отсутствуют. Тычиночные цветки (2)4—5-мерные, с опушенной рудиментарной завязью. Пестичные цветки со свободным или плотно прилегающим трубчатым околоцветником, иногда неотделимым от завязи, либо без околоцветника. Гинецей в некоторых родах с рудиментом 2-го плодолистика в виде крупного ребра, иногда полого. Плоды антокарпии с трубчатым покровом, часто плотно прилегающим и неотделяющимся, структурированным, разнообразным по морфолого-анатомическому строению, некоторые объединены по 2 в соплодие, снабженное оберткой, или плоды без покрова. Перикарпий не полностью склерифицирован, типов Boehmeria (подтип Boehmeria), Debregeasia wallichiana, Maoutia, Oreocnide (подтип Oreocnide), Urtica (подтипы безгидроцитный и мезогидроцитный, вариант Boehmeria), Urtica упрощенный, или полностью склерифицирован, типов Chamabainia (подтип Chamabainia), Neraudia, Pouzolzia. Семенная кожура типов Boehmeria (вариант Boehmeria) и Maoutia (варианты Maoutia и Oreocnide). Кустарники и небольшие деревья, реже травы.

Typus: *Boehmeria* Jacq.

Subtrib. 1. Boehmeriinae Kravtsova subtrib. nov.

Paries fructis fasciculum unum praeditus (fasciculus dorsalis carpelli fertilis). Cystolithi punctiformi.

Typus: *Boehmeria* Jacq.

Стенка плода с одним проводящим пучком (дорсальным проводящим пучком фертильного плодолистика). Цистолиты точечные.

Тип: *Boehmeria* Jacq.

Genera: *Archiboehmeria* C. J. Chen, *Astrothalamus* C. B. Robins., *Boehmeria* Jacq., *Chamabainia* Wight, *Cypholophus* Wedd., *Debregeasia* Gaudich., *Gibbsia* Rendle, *Hemistylus* Benth., *Leucosyke* Zoll. et Mor., *Maoutia* Weddell, *Neodistemon* Babu et A. N. Henry, *Neraudia* Gaudich., *Nothocnide* Blume, *Oreocnide* Miq., *Phenax* Weddell, *Pipturus* Weddell, *Pouzolzia* Gaudich., *Rousselia* Gaudich., *Sarcochlamys* Gaudich.

Subtrib. 2. Myriocarpinae Kravtsova subtrib. nov.

Folia alterna vulgo magna. Stipulae interpetiolatae, connatae, bilobatae. Cystolithi elongati. Flores in spicis longis laxis interrupte positi. Flores pistillati sine perigonio. Stigma semilunare; stylum conspicuus. Bracteae 2 oppositae sub ovario positae. Fructus vulgo setosus. Paries fructis fasciculos duos praeditus. Arbusculae vel frutices. Subtrubus monotypica.

Typus: *Myriocarpa* Benth.

Листья очередные, обычно крупные. Прилистники межчерешковые, сросшиеся, 2-лопастные. Цистолиты удлиненные. Цветки расположены прерывисто в длинных рыхлых колосьях. Пестичные цветки без околоцветника. Рыльце полулунное; столбик заметный. Под завязью расположены две супротивные брактеи. Плод обычно щетинистый. Стенка плода с двумя проводящими пучками. Небольшие деревья или кустарники. Монотипная подтриба.

Тип: *Myriocarpa* Benth.

Имеющиеся в стенке завязи и плода *Myriocarpa* два проводящих пучка не характерны для подсем. *Boehmerioideae*, но часто встречаются у представителей подсем. *Urticoideae*. Также удлиненные цистолиты характерны больше для подсемейств *Urticoideae* и *Lecanthoideae*. Однако по признаку наличия на перикарпии волосков с расширенным основанием род *Myriocarpa* сходен с родом *Maoutia* (*Boehmerioideae*) и не соответствует подсемействам *Urticoideae* и *Lecanthoideae*, представители которых никогда не имеют на перикарпии волосков.

Trib. 4. *Forsskaoleae* Weddell, 1854, Ann. Sci. Nat. Bot., Ser. 4, 1 : 176 («*Forskahleae*»); Friis et Wilmot-Dear, 1988, Nord. Journ. Bot. 8 : 34. — *Urticeae* grex *Forskahleae* Gaudich., 1830, Bot. Voy. Uran., 12 : 499.

Листья очередные, реже супротивные, однообразные, равносторонние, обычно зубчатые. Прилистники черешковые свободные или сросшиеся с черешками. Цистолиты точечные, редко линейные. Соцветия иногда с оберткой, заключающей 1—5 голых пестичных цветков. Обоеполые цветки отсутствуют. Тычиночные цветки с 1 тычинкой и 1 листочком околоцветника, рудиментарная завязь отсутствует. Пестичные цветки со свободным или плотно прилегающим трубчатым околоцветником, либо голые. Гинецей в некоторых родах с рудиментом 2-го плодолистика в виде крыла. Плоды — антокарпии с плотно прилегающим покровом или голые, последние иногда объединены (по 1—5) в соплодие, снабженное оберткой. Перикарпий не полностью склерифицирован, типов Boehmeria (подтип Forsskaolea) и Oreocnide (подтип Didymodoxa) или полностью склерифицирован, типа Chamabainia (подтип Droguetia). Семенная кожура типа Boehmeria (вариант Forsskaolea) и сходная с вариантом Oreocnide типа Maoutia. Травы, редко полукустарники.

Typus: *Forsskaolea* L.

Genera: *Australina* Gaudich., *Didymodoxa* Weddell, *Droguetia* Gaudich., *Forsskaolea* L.

Trib. 5. *Parietarieae* Weddell, 1854, Ann. Sci. Bot., Ser. 4, 1 : 175. — *Urticeae* grex *Parietarieae* Gaudich., 1830, Bot. Voy. Uran., 12 : 501, p. p., excl. *Hemistylus* et *Rousselia*.

Листья очередные, сходные по форме, равносторонние, редко (*Soleirolia*) неравносторонние, цельнокрайные. Прилистники отсутствуют. Цистолиты точечные или слегка удлиненные. Соцветия в основном с оберткой, заключающей 1 или 3 цветка с трубчатым околоцветником. Обоеполые цветки встречаются (*Parietaria*). Тычиночные цветки 3—4—5-мерные, рудиментарная завязь имеется. Пестичные цветки со свободным трубчатым околоцветником. Гинецей без рудиментов 2-го плодолистика. Плоды — антокарпии со свободным, обычно глубокораздельным трубчатым покровом, нередко снабжены оберткой. Перикарпий полностью склерифицирован, типа Parietaria, семенная кожура типа Parietaria. Травы, кустарники, небольшие деревья.

Typus: *Parietaria* L.

Genera: *Gesnouinia* Gaudich., *Parietaria* L., *Soleirolia* Gaudich.

Благодарности

За ценные советы и помощь, полученные при подготовке статьи, приношу глубокую благодарность Н. Н. Цвелёву, Т. В. Егоровой, Т. Н. Поповой и Д. В. Гельтману.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 03-04-49660).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грудзинская И. А. Род *Rousselia* (*Urticaceae*) и его новые таксоны // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 7. С. 937—942.

Кравцова Т. И. Карпологическая характеристика представителей рода *Parietaria* (*Urticaceae*). Плод и семя // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 9. С. 1211—1226.

Кравцова Т. И. Строение плода в трибе *Parietarieae* (*Urticaceae*) в связи с ее систематикой // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 7. С. 12—29.

Кравцова Т. И. Строение перикарпия в трибе *Forsskaoleae* (*Urticaceae*) в связи с ее систематикой // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 11. С. 29—41.

Кравцова Т. И. Строение перикарпия у представителей трибы *Boehmerieae* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 2001а. Т. 86. № 6. С. 18—39.

Кравцова Т. И. Строение перикарпия в трибе *Urticeae* (*Urticaceae*) в связи с ее систематикой // Бот. журн. 2001б. Т. 86. № 11. С. 49—72.

Кравцова Т. И. Сравнительная анатомия перикарпия в трибе *Lecantheae* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 2002а. Т. 87. № 4. С. 12—30.

Кравцова Т. И. Полиморфизм плодов у представителей семейства *Urticaceae* // Бюлл. МОИП, отд. биологии. 2002б. Т. 107. Вып. 4. С. 54—65.

Кравцова Т. И. Строение семенной кожуры в семействе *Urticaceae* и родственные связи порядка *Urticales* // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 11. С. 11—41.

Кравцова Т. И., Гельтман Д. В. Анатомия и ультраскульптура перикарпия и семенной кожуры у представителей рода *Urtica* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 27—44.

Кравцова Т. И., Яковлева О. В. Особенности строения кристаллоносных клеток в перикарпии *Urticaceae* // Тр. Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений, посвященной 150-летию со дня рождения И. П. Бородина. 2—6 июля 1997. С. 185—186.

Кравцова Т. И., Яковлева О. В. О некоторых структурных особенностях содержащего минеральные отложения слоя перикарпия у представителей трибы *Boehmerieae* (*Urticaceae*) // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков. Тезисы докладов, представленные II (X) съезду Русского ботанического общества. СПб., 1998. Т. 2. С. 47.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Bechtel A. R. The floral anatomy of the *Urticales* // Amer. J. Bot. 1921. Vol. 8. P. 386—410.

Bentham G., Hooker J. D. Urticaceae // Genera Plantarum. 1880. Vol. 3. Pt 1. P. 341—395.

Berg C. C. Cecropiaceae — a new family of the *Urticales* // Taxon. 1978. Vol. 27. N 1. P. 39—44.

Berg C. C. Dispersal and distribution in the *Urticales* — an outline // Sonderbd. Natürwiss. Ver. Hamburg. 1983. Vol. 7. P. 219—229.

Bigalke H. Die Blattspodogramme der *Urticaceae* und ihre Verwendbarkeit für die Systematik // Beitr. Biol. Pfl. 1933. Bd 21. H. 1. S. 1—58.

Bonsen K. J., ter Welle B. J. H. Systematic wood anatomy and affinities of the *Urticaceae* // Bot. Jahrb. Syst. 1984. Bd 105. H. 1. S. 49—71.

Chen C.-J. Sphaerotylos C. J. Chen — a remarkable new genus of *Urticaceae* from China, with notes on the stigmas of the family // Acta Phytotaxonomica Sinica, 1985. Vol. 23. N 6. P. 444—456.

Chew W.-L. Laportea and allied genera // Gard. Bull. Singapore. 1965. Vol. 21. Pt 2. P. 195—208.

Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. New Yorl, 1981. 1262 p.

Friis I. The *Urticaceae*: a systematic review // Evolution, systematics, and fossil history of the *Hamamelidae*. The systematic association. Special vol. N 40B, Oxford, 1989a. Vol. 2. «Higher» *Hamamelidae*. P. 285—308.

Friis I. Urticaceae // K. Kubitzki, J. G. Rohwer, V. Bittrich (eds). The families and genera of vascular plants. Springer, Berlin etc., 1993. Vol. 2. Flowering plants. *Dicotyledones*, Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllis families. P. 612—630.

Gaudichaud C. Botanique. Pt 12 // de Freycinet L. Voyage autour du monde... executé sur corvettes de S. M. l'Uranie et la Physicienne, Paris, 1830. Pillet-ainé. P. 465—522.

Hutchinson J. The genera of flowering plants (*Angiospermae*). Oxford, 1967. Vol. 2. 659 p.

Jussieu A.-L. de. Genera plantarum. Paris, 1789. 498 p.

Kravtsova T. I., Friis I., Wilmot-Dear C. M. Morphology and anatomy of fruits in New World *Boehmeria* in relation to taxonomy // Kew Bull. 2000. Vol. 55. N 1. P. 43—62.

Kravtsova T. I., Friis I., Wilmot-Dear C. M. Morphology and anatomy of fruits in *Pouzolzia* (*Urticaceae*) in relation to taxonomy // Kew Bull. 2003. Vol. 58. N 2. P. 297—327.

Ronce Decraene L. P., Linder P. H., Smets E. F. Floral ontogenetic evidence in support of the Willdenowia clade of South African *Restionaceae* // J. Plant Res. 2001. Vol. 114. N 1115. P. 329—342.

Satake Y. Systematic and anatomical studies on some Japanese plants. I. // J. Fac. Sci. Imper. Univ. Tokyo, 1931. Vol. 3. Pt 2. P. 485—507.

Sorsa P., Huttunen P. On the pollen morphology of the *Urticaceae* // Ann. Bot. Fenn. 1975. Vol. 12. N 4. P. 165—182.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

Thorne R. F. The classification and geography of the flowering plants: dicotyledons of the class *Angiospermae* // Bot. Rev. 2000. Vol. 66. N 4. P. 441—647.

Weddell H. A. Revue de la famille des Urticacées // Ann. Sci. Nat., Bot., 1854, Sér. 4, 1. P. 173—212.

Weddell H. A. Monographie de la famille des Urticacées. 1856—1857 // Archiv. Mus. Hist. Nat. (Paris). T. 9. P. 1—592.

Weddell H. A. Urticacées // Candolle A. P. de (ed.). Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. 1869. Pars 16, 1. P. 32—235.

Wielgorskaya T. V. Dictionary of generic names of seed plants. Delhi, 2003. 570 p.

SUMMARY

A comparative carpological study of the representatives of 44 genera of the *Urticaceae* revealed new taxonomically important morphological and anatomical characters of the fruit structure. The most important ones are characters of pericarp, seed coat and accessory fruit envelope structure, presence or absence of characteristic fruit and seed types, number and type of fruits within an involucre, some

peculiarities of the gynoecium structure. Classification of taxonomically important carpological features is elaborated. The results mainly conform to the family system worked out by H. A. Weddell (1854 et al.), its division into tribes. They, however, point to the necessity of revision of the tribes *Parietarieae* and *Boehmerieae* — transference of the genera *Hemistylus* and *Roussellia* from *Parietarieae* to *Boehmerieae*, and removing the genus *Touchardia* from *Boehmerieae*. They agree also with close affinity of the tribes *Boehmerieae*, *Parietarieae* and *Forsskaoleae* concluded by I. Friis (1989, 1993). A new *Urticaceae* system is suggested on the basis of combined traditionally used characters and first discovered important carpological characters. It includes 3 first suggested subfamilies *Urticoideae*, *Lecanthoideae* and *Boehmerioideae* and 5 tribes, one of them (*Touchardieae*) being newly described. Within the tribe *Boehmerieae* two new subtribes (*Boehmeriinae* and *Myriocarpinae*) are proposed. All taxa of the suprageneric rank are characterized by specific complex of carpological features.

УДК 581.39 : 633.2.03 (47)(-16)

© В. И. Василевич, Т. В. Бибикова

ЩУЧКОВЫЕ И ЛИСОХВОСТНЫЕ ЛУГА СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

V. I. VASILEVICH, T. V. BIBIKOVA. LIME GRASS AND MEADOW FOXTAIL MEADOWS IN THE NORTH-WESTERN EUROPEAN RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: vlvasil@VV14893.spb.edu
Поступила 28.03.2006

Луга с высоким обилием щучки широко распространены на территории Северо-Запада, как и по всей лесной зоне Европейской России. Эти луга флористически неоднородны, и их можно разделить на 2 ассоциации. Асс. Lysimachio—Deschampsietum характеризуется присутствием большой группы гигромезофитов, а асс. Cerastio—Deschampsietum чисто мезофильная. Обе ассоциации поделены на 2 субассоциации. Лисохвостные луга, связанные в основном с поймами рек, слабо представлены на Северо-Западе. Все сообщества с доминированием лисохвоста можно рассматривать как асс. Alopecuretum pratensis, которая очень близка по флористическому составу к асс. Cerastio—Deschampsietum.

Ключевые слова: луговая растительность, щучковые и лисохвостные луга, флористическая и эколого-фитоценотическая классификация, Северо-Запад Европейской России.

Щучковые луга

Луга с высоким обилием *Deschampsia cespitosa* очень широко распространены на территории Северо-Запада, как и по всей территории Восточной Европы, в поймах и на водоразделах. Они занимают местообитания с переменным водным режимом, с дерново-глеевыми, торфяно-глеевыми и торфянисто-перегнойно-глеевыми слабо- и среднекислыми почвами. Характеристика щучковых лугов Северо-Запада содержится в работах Е. С. Степанова (1930), А. А. Папковой (1930), Ю. Д. Цинзерлинга (1932), М. П. Елсукова (1936), Л. И. Номокнова (1951), А. А. Ниценко (1955), О. С. Стрелковой (1958), Е. П. Матвеевой (1967), В. И. Василевича и И. В. Сырокомской (1981).

Щучка имеет весьма широкую экологическую амплитуду, и нередко луга с доминированием щучки (щучковую формацию) подразделяют на несколько ассоциаций. В нашем распоряжении имелось 147 описаний таких лугов. Для выявления возможности деления щучковых лугов на экологически более однородные группы описаний были сформулированы 2 группы видов. Для этого были использованы экологические шкалы Раменского, которые построены не на основе экспертных оценок, а на достаточно объективной обработке громадной выборки геоботанических описаний. Кроме того, они дают интервальные оценки распределения вида. Группа гигромезофитов была определена как виды, у которых верхняя граница по шкале увлажнения с обилием «массово» (8 % покрытия и более) находится в классе

60 и ниже. У видов, включенных в группу мезофитов, нижняя граница по шкале увлажнения с этим обилием располагается выше класса 60.

1. Гигромезофиты: *Juncus effusus*,[1] *J. filiformis*, *Myosotis palustris*, *Coronaria flos-cuculi*, *Lysimachia vulgaris*, *Carex leporina*.

2. Мезофиты: *Leontodon autumnalis*, *Stellaria graminea*, *Hypericum maculatum*, *Plantago lanceolata*, *Campanula patula*, *Achillea millefolium*, *Leucanthemum vulgare*, *Melampyrum nemorosum*.

Обе эти группы видов распределены неравномерно по всей совокупности описаний щучковых лугов, что было установлено при помощи критерия Кокрена (Василевич, 1985). Если в описании встречается более одного вида группы, то считали, что данная группа видов в нем присутствует. Наличие только одного вида группы может быть случайным, оно не несет определенной экологической информации.

На это деление отреагировали все виды группы гигромезофитов и все виды мезофитов, за исключением *Leontodon autumnalis*. Группы описаний с мезофитами и гигромезофитами отличаются также большим числом видов сходной экологии с видами, использованными для выделения групп описаний. В результате этих делений получены группы описаний, отчетливо отличающиеся друг от друга, что свидетельствует о существенной флористической неоднородности щучковых лугов. Группы описаний с мезофитами и гигромезофитами перекрываются очень сильно: в 56 описаниях присутствуют виды обеих этих групп. В связи с этим обе группы описаний были поделены далее: группа с мезофитами на группу с гигромезофитами и без них, а группа с гигромезофитами — на группы с мезофитами и без них. Результаты этого деления приведены в таблице. Если первое деление щучковых лугов дало очень хорошие результаты, то на втором этапе деления результаты получились менее удовлетворительные. Дифференцирующие группы оказались значительно меньше по числу видов, а самое главное — они потеряли экологическую определенность.

Такая флористическая неоднородность щучковых лугов объясняется отчасти и тем, что щучка сильно расширяет свою фитоценотическую амплитуду под влиянием выпаса, вытесняя лисохвостники и ряд других луговых формаций. Интересный случай массового распространения щучковых лугов за 20—25 лет в пойме р. Печоры привел И. С. Хантимер (1959), где щучковые луга сменили почти целиком лисохвостные и рэгнериевые. А. А. Ниценко (1955) писал, что под влиянием пастьбы ряд колосковых, белоусовых и трясунковых ассоциаций сменяется щучковыми.

На основании проведенной работы щучковые луга Северо-Запада целесообразно разделить на 2 ассоциации: Lysimachio vulgaris—Deschampsietum (включающая 2 группы описаний с гигрофитами) и Cerastio—Deschampsietum cespitosae (2 группы описаний без гигрофитов). Подчиненные им группы описаний следует рассматривать лишь в ранге субассоциаций. Для обеих ассоциаций щучковых лугов характерна большая группа видов, которая включает как луговые мезофиты (*Poa pratensis*, *Phleum pratense*, *Festuca rubra*, *Agrostis tenuis*, *Veronica chamaedrys*, *Rumex acetosa*), так и гигромезофиты (*Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Ranunculus repens*, *Galium uliginosum*, *Veronica longifolia*). Мы намеренно не говорим о характерных видах классов, порядков и союзов, так как состав групп характерных видов очень сильно различается у разных авторов и в разных регионах. Кроме того, все вышеприведенные виды широко распространены и за пределами щучковых лугов. Видо-

---

[1] Латинские названия сосудистых растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995), мхов — по И. И. Абрамову и Л. А. Волковой (1998).

Фитоценотическая таблица щучковых и лисохвостных лугов

Ассоциации	Lysimachio—Deschampsietum				Cerastio—Deschampsietum				Alopecuretum pratensis	
Субассоциации	galietosum palustre		lathyretosum pratensis		agrostietosum giganteae		trifolietosum pratensis			
Число описаний	33		56		8		50		19	
Deschampsia cespitosa	45	100	39	100	65	100	36	100	6	84
Filipendula ulmaria	5	79	3	66	3	63	2	52	7	68
Ranunculus acris	1	67	2	73	2	88	3	82	2	84
Poa pratensis	2	52		39	4	75	2	60	2	63
Phleum pratense	1	55	3	89	3	75	2	78	1	58
Dactylis glomerata		12		16	1	13	1	30	1	42
Agrostis tenuis	2	45	4	64	1	38	5	66	2	37
Geum rivale	1	42	1	38	2	38	1	40		42
Ranunculus repens	5	39	3	41	3	50		22	1	21
Potentilla erecta	1	36	3	59	1	25	1	42		11
Festuca rubra	2	36		38		25	3	52	1	47
Veronica chamaedrys		15		43		38		56		42
Trifolium repens		30	3	41	1	50		54	1	37
Alopecurus pratensis	1	33		16	1	38		20	47	100
Rumex acetosa		61		38		25		42	2	63
Leontodon autumnalis		30		36		13	1	36		5
Luzula multiflora		30		54		13		48		26
Veronica longifolia		24		11		38		22	1	47
Potentilla anserina		30		29	3	25				16
Galium uliginosum		48		52		50		32		47
Climacium dendroides	3	27	1	13	2	10		13		5
Rhytidiadelphus squarrosus	2	12	6	27	4	22		13		
Carex nigra	4	61		48		13		24		21
Lysimachia vulgaris		61		54		13		6		11
Coronaria flos-cuculi		58		46		25		8		21
Carex leporina	1	45	1	70		13		26		26
Juncus filiformis	2	67		52						5
Myosotis palustris		36		29				4		21
Cirsium palustre	1	33		25				2		
Viola palustris		27	1	14						5
Juncus effusus	1	24	2	38				4		5
Carex cinerea		18		4						
Scirpus sylvaticus		18		7						
Thalictrum lucidum		18		23				6		11
Cerastium cespitosum		21		36		50	1	54		21
Taraxacum officinale		12		20	1	50	1	42	2	63
Leontodon hispidus		3		7		13		22		
Veronica serpillifolia		3		7		25		10		5
Polygonum bistorta		3		5		25		12		
Festuca pratensis	1	27	2	61		38	3	62	1	58
Achillea millefolium	1	24		64		25	2	82	1	68
Stellaria graminea		15		57		13		58	1	47
Prunella vulgaris		12		45		25		50		21
Vicia cracca		42	1	71		25	1	76	2	74
Centaurea jacea		21	3	63			4	72	2	63
Briza media		6		32			1	34		16
Cynosurus cristatus		3		21				24		5
Leucanthemum vulgare		3		55			1	66		21

Продолжение таблицы

Ассоциации	Lysimachio—Deschampsietum				Cerastio—Deschampsietum				Alopecuretum pratensis	
Субассоциации	galietosum palustre		lathyretosum pratensis		agrostietosum giganteae		trifolietosum pratensis			
Число описаний	33		56		8		50		19	
Melampyrum memorosum		3	1	32			1	38		21
Anthoxanthum odoratum			2	59		13	4	82	1	26
Alchemilla acutiloba		15		43	1	25	3	40		37
Hypericum maculatum				45		13	1	40	1	32
Plantago lanceolata				29				38		11
Campanula patula				38				28		21
Rhinanthus serotinus		3		11				10		
R. vernalis		3		18				18		16
Alchemilla monticola				11				22		
Viola canina		9		21				24		16
Knautia arvensis				5				14		16
Trifolium medium		3		14				18		11
Pimpinella saxifraga				7				14		5
Dianthus deltoides		3		11				16		5
Trifolium spadiceum				9				12		
Thalictrum flavum		21		2						5
Galium palustre		52		11				6		21
Carex vulpina	1	33	1	11				4	1	21
C. cespitosa	1	33								
Galeopsis speciosa		36		5						
Cirsium heterophyllum				14				2		5
Equisetum sylvaticum				13						
Crepis paludosa				11				2		
Carex panicea		3	1	21				8		
C. pallescens		30		71		13	1	46		26
Succisa pratensis		9	2	41		13		16		
Betonica officinalis				11				4		
Calamagrostis epigeios			2	16				4		
Lathyrus pratensis		39		68		38	1	42	2	74
Agrostis gigantea	1	9		7	2	38		4	2	21
Geranium pratense		6		4	1	25				21
Tripleurospermum modorum				5		13		2		
Poa palustris				5		13		2	3	21
Urtica dioica				4		13		2		
Cirsium setosum		3		11		25		4		5
Glechoma hederacea						13		6		5
Galium mollugo		9		21		13		40		47
G. boreale		15		14				28		26
Trifolium pratense		24	1	38		25	1	66		32
Rumex acetosella		3		2				14		5
Geranium sylvaticum				2				14		
Angelica sylvestris	1	15	1	36		13	1	22		11
Lysimachia nummularis		15		7		13		14	1	32
Trifolium hybridum		12	1	41		25		24		32
Stellaria palustris		21				13		2		11
Trollius europaeus		6	1	25				12		
Plantago major		6		16	1	25		22		

Ассоциации	Lysimachio—Deschampsietum		Cerastio—Deschampsietum		Alopecuretum pratensis
Субассоциации	galietosum palustre	lathyretosum pratensis	agrostietosum giganteae	trifolietosum pratensis	
Число описаний	33	56	8	50	19
Elytrigia repens	9	2	13	2	5
Cardamine pratensis	15	4		6	16
Anthriscus sylvestris	3	16	1 13	18	1 32
Rumex thyrsiflorus	12	7		18	11
Valeriana officinalis	6	14		4	5
Vicia sepium		14	13	14	1 47
Geranium palustre		2 34	1 13	10	1 42
Equisetum arvense	15	16		24	26
Viscaria vulgaris	12	14		12	11
Centaurea phrygia	9	18		14	
Hieracium umbellatum	9	18		16	11
Ranunculus auricomus	9	13		14	11
Cardamine amara					11
Carex contigua		5		2	16
Potentilla erecta					11
Rumex crispus	3	2		4	11
Selinum carvifolia		7		4	21
Tanacetum vulgare				10	1 26
Heracleum sibiricum		2		8	42
Bromopsis inermis					1 11
Briza media					16
Brachythecium mildeanum	3			2	11

Примечание. Числа слева в поле таблицы — среднее проективное покрытие в %, справа — постоянство в %.

вой состав щучников свидетельствует об их промежуточном положении между чисто мезофильными лугами (порядок Arrhenateretalia) и гигромезофильными лугами (порядок Molinietalia).

Для асс. Lysimachio—Deschampsietum характерна большая группа гигромезофитов, среди которых более постоянны *Carex nigra*, *Lysimachia vulgaris*, *Coronaria flos-cuculi*, *Carex leporina*, *Juncus filiformis*. Среди них нет ни одного вида с очень высоким постоянством, но это определяется тем, что отбраковка описаний не проводилась. В обработку были включены все имеющиеся описания, а виды растений не имеют абсолютной сопряженности друг с другом, что отражает принцип экологической индивидуальности видов Раменского. Субассоциация с мезофитами lathyretosum pratensis), кроме крупной группы дифференциальных видов-мезофитов, содержит специфическую для нее группу видов умеренных гигромезофитов, из которых наиболее постоянны *Carex pallescens* и *Lathyrus pratensis*. Специфика видового состава субассоциации galietosum palustre невелика. Небольшая группа дифференциальных видов к тому же не однородна по экологии.

Асс. Cerastio—Deschampsietum характеризуется прежде всего отсутствием дифференциальной группы гигромезофитов. Отличает ее от предыдущей ассоциации небольшая группа видов со средним постоянством и не очень определенная по экологии. Также невелики по числу дифференциальные группы видов для субассоциаций с мезофитами и без них. К тому же группа описаний без мезофитов очень мала по объему (всего 8 описаний). Учитывая статистический характер варьирования растительности, можно рассматривать эту ассоциацию как достаточно однородную и лишь формально поделить ее на 2 субассоциации: agrostietosum giganteae и trifolietosum pratense.

Каким же ранее выделенным синтаксонам щучковых лугов соответствуют эти ассоциации? При эколого-фитоценотической классификации щучковых лугов выделяли большое число ассоциаций. Г. С. Сабардина (1957) в Латвии описала 6 групп ассоциаций с господством щучки, в том числе с согосподством настоящих луговых растений (*Festuca pratensis*, *F. rubra*, *Helictotrichon pubescens*), болотно-луговых (*Filipendula ulmaria*, *Polygonum bistorta*), лугово-болотных (*Carex nigra*, *C. panicea*, *C. flava*), влаголюбивых (*Carex acuta*, *C. disticha*, *Poa palustris*), пустошно-луговых (*Anthoxanthum odoratum*, *Briza media*), пустошно-луговых и болотно-луговых растений. М. Л. Раменская (1958) в пределах щучковой формации выделила на территории Карелии 18 ассоциаций с доминированием щучки, в которых обильны или луговые мезофиты, или гигромезофиты. Экологическая амплитуда формации примерно такова же, как и в Латвии. Е. П. Матвеева (1967) отнесла щучковые луга к 4 группам ассоциаций разных классов формаций: луга на временно или постоянно переувлажненных почвах, луга на переувлажненных торфянистых почвах, обедненные луга, настоящие луга. В. А. Зайкова (1971) выделяла щучники с мезофитами и с гидро- и оксилофитами, а М. М. Прозорова (1976) поделила щучковые луга на 3 класса ассоциаций: временно переувлажненные луга на минеральной почве, настоящие и обедненные луга. В экологической классификации лугов поймы р. Оки были выделены следующие типы лугов с высоким обилием щучки: щучково-белоусовый, красноовсяницево-щучковый, ситниково-щучковый, стройноосоково-щучковый (Куркин, Ярошенко, 1992).

Во флористической классификации растительности луга с высоким обилием щучки обычно относят к союзу Deschampsion cespitosae Horvatić 1930 (Horvatić, 1930, 1958). Характерными видами этого союза являются *Deschampsia cespitosa*, *Succisella inflexa*, *Cardamine pratensis*, *Carex vulpina*, *Scutellaria hastifolia*, *Poa palustris*, *Euphorbia palustris*, *Rorippa sylvestris*. Сам автор этого союза отмечал, что флористически он очень близок к союзу Molinion. Эти союзы занимают аналогичные местообитания и имеют много общих видов с высоким постоянством. Они географически замещают друг друга: Molinion распространен в Центральной Европе, а Deschampsion — на Балканах и в Восточной Европе. Из характерных видов этого союза в описаниях щучковых лугов Северо-Запада постоянна только *Deschampsia cespitosa*, с низким постоянством встречаются *Cardamine pratensis*, *Carex vulpina* и *Poa palustris*, а остальные виды отсутствуют. Такая ситуация нередко встречается в работах по флористической классификации растительности, и многие из геоботаников считают достаточным наличие лишь части характерных видов с низким постоянством для отнесения какой-то ассоциации к определенному союзу. В России луга с доминированием щучки вначале поместили в союз Deschampsio—Alopecurion Mirkin et Naumova 1986 с характерными видами *Potentilla anserina*, *Deschampsia cespitosa*, *Myosotis palustris*, *Coronaria flos-cuculi* (Туганаев и др., 1986), а позднее (Григорьев и др., 2002) эти луга отнесли к союзу Deschampsion, который характеризуется лишь доминированием *Deschampsia cespitosa* и наличием диагностических видов порядка Molinietalia. Этим союз Deschampsion был приравнен к формации щучковых лугов, что, на наш взгляд, является вполне разумным решением. Сбывается прогноз А. П. Шенникова (1962), который считал, что флористическая и эколого-фитоценотическая классификации растительности в конечном счете сольются в единую классификацию.

Недавно была проведена интересная работа по количественной классификации сырых лугов (Botta-Dukat et al., 2005). Были использованы описания из Чехии, Восточной Австрии, Словакии, Венгрии и Хорватии, относящиеся к порядку Molinietalia (387 описаний). Авторы этой работы отмечают, что классификации растительности в разных странах несовместимы. Субконтинентальные сырые луга относят к союзам Agrostion albae, Alopecurion pratensis, Cnidion venosi, Deschampsion cespitosae, Veronico longifoliae—Lysimachion vulgaris, Calthion, но концептуальная основа у этих союзов разная у разных авторов и в различных регионах. Первый из выделенных ими кластеров включает пойменные луга на минеральных почвах, которые относят ко всем вышеприведенным союзам. Этот кластер очень гетерогенен и плохо характеризуется диагностическими видами. Его предложено рассматривать как один союз Deschampsion. Эта работа очень ярко характеризует ситуацию, сложившуюся во флористической классификации растительности. Союзы и ассоциации, характеризующиеся небольшим числом характерных видов, к тому же не всегда постоянных, не могут быть воспроизведены в любой количественной классификации. Различия по небольшому числу диагностических видов ничтожно малы на фоне громадного случайного варьирования видового состава сообществ.

У щучки очень широкая экологическая амплитуда, в связи с чем в пределах союза Deschampsion выделено большое число ассоциаций. Чаще других в литературе можно встретить асс. Deschampsietum cespitosae Horvatić 1930, впервые описанную по материалам из Хорватии и Словении. Автор ассоциации считал, что для нее характерно доминирование *Deschampsia cespitosa*, но щучка может доминировать во многих других ассоциациях, относящихся к разным союзам (Balátová-Tuláčková, 1969; Blažkova, 1973). Для этой ассоциации S. Horvatić привел следующие характерные виды: *Deschampsia cespitosa*, *Inula salicina*, *Gratiola officinalis* и *Thalictrum flavum*. В других работах характерные виды для этой ассоциации приводят далеко не всегда, но можно встретить и иную комбинацию характерных видов (*Deschampsia cespitosa*, *Succisella inflexa*, *Trifolium hybridum*, *T. patens* — Kuyper et al., 1978). Большинство подчеркивает доминирование щучки как характерную черту ассоциации (Horvatić, 1930; Baryla, 1970; Španikova, 1983; Сапегин, 1986а, б; Сцепановіч, 2000), но H. Passarge (1964) включает в эту ассоциацию и луга с доминированием *Alopecurus pratensis*.

Кроме этой ассоциации выделено много других, где щучка является доминантом или содоминантом. Такова асс. Stellario—Deschampsietum Freitag 1957 с дифференциальным видом *Stellaria palustris*, но этот вид не всегда присутствует в сообществах ассоциации (Traczyk, 1966; Balátová-Tuláčková, 1969; Blažkova, 1973; Kuyper et al., 1978). Кроме нее в Центральной Европе описана асс. Sanguisorbo—Deschampsietum Moraveć 1965 с характерными видами *Prunella vulgaris*, *Ajuga reptans*, *Trifolium hybridum*, *Sagina procumbens*, помещенная автором в союз Calthion. Асс. Cnidio—Deschampsietum cespitosae Hundt ex Pass. 1960 описана с территории Германии (Hundt, 1958; Warthemann, Reichhoff, 2001). A. Španikova (1983) на территории Словакии описала 2 ассоциации: Junco—Deschampsietum cespitosae и Loto tenui—Deschampsietum cespitosae.

Особенно повезло щучковым лугам в Восточной Европе, где описаны 12 ассоциаций с высоким обилием щучки. Это отчасти отражает широкую экологическую амплитуду щучки, в пределах которой она сочетается с большим числом видов разной экологии, а отчасти случайности выборочного варьирования, за счет которого в разных выборках становятся обильными или постоянными разные виды со сходной экологией. Каких-либо географических различий между этими ассоциациями выявить не удается, хотя они описаны из разных частей Русской равнины. Эти асоциации отчетливо делятся на мезофильные и гигромезофильные, что отражено и в нашем делении щучковых лугов на 2 ассоциации. Среди мезофильных ассоциаций Caro carvi—Deschampsietum Bulohov 1990, отнесенная к союзу Cynosurion, с диагностическими видами *Deschampsia cespitosa*, *Carum carvi* и *Carex hirta*, мало похожа на нашу мезофильную ассоциацию (Булохов, 1990а). Немного позднее (Булохов, 1991) изменил состав диагностических видов, включив в них *Potentilla anserina* и исключив *Carex hirta*. Это изменение повысило соответствие, но затем состав диагностических видов был снова восстановлен (Булохов, 2001). По постоянным видам эта ассоциация достаточно близка к нашей. Также мезофильной является асс. Deschampsio—Festucetum rubrae Sapegin 1986, диагностическими видами в которой выступают доминирующие *Deschampsia cespitosa* и *Festuca rubra* (Сапегин, 1985, 1986а; Сапегин, Онищенко, 1985). Автор этой ассоциации считал, что она представляет переход от остепненных лугов к настоящим, но среди постоянных видов в ней много видов влажных лугов (*Ranunculus flammula*, *Filipendula ulmaria*, *Carex vulpina*). Две ассоциации описаны H. Passarge (1976) на Карельском перешейке: Tormentillo—Deschampsietum cespitosae (Linkola, 1921) Passarge 1976 и Galio borealis—Agrostis tenuis (Dagys, 1932) Passarge 1976. Обе характеризуются господством *Deschampsia cespitosa* и *Festuca rubra*, но в первой из них присутствуют гигромезофиты, а вторая ассоциация чисто мезофильная. В асс. Deschampsio—Festucetum pratensis Mirkin et al., 1986 одинаково обильны щучка и луговая овсяница (Денисова и др., 1986; Туганаев и др., 1986). Также чисто мезофильными являются ассоциации Cerastio holosteoides—Deschampsietum cespitosae Grigorjev et al., 2002 (Григорьев и др., 2002) и Carici ovalis—Deschampsietum cespitosae Maltzeva et Makunina 2002, описанная на Алтае (Мальцева, Макунина, 2002).

Другую группу образуют ассоциации со значительным участием мезогигрофитов и гигрофитов: Deschampsio—Poetum palustris, Sapegin et Onipchenko, 1985, где *Poa palustris* более обилен, чем щучка (Сапегин, Онипченко, 1985), Carici vulpinae—Deschampsietum cespitosae Mirkin 1986 (Туганаев и др., 1986; Сапегин, 1986б; Григорьев и др., 2002), Carici acutae—Deschampsietum cespitosa Mirkin 1986 (Туганаев и др., 1986), Carici cespitosae—Deschampsietum Mirkin 1986, в которой *Carex cespitosa* и щучка имеют примерно одинаковое обилие (Денисова и др., 1986). Особняком стоит асс. Glycerio fluitantis—Deschampsietum Bulohov 1990 (Булохов, 1990б, 2001).

Из мезофильных ассоциаций более других соответствует нашей группе описаний мезофильных щучников асс. Cerastio holosteoides—Deschampsietum cespitosae, хотя полного соответствия в составе диагностических видов нет, да такое и невозможно, учитывая громадное выборочное варьирование состава ассоциаций, каким бы методом они ни выделялись. Иначе обстоит дело с гигромезофильной группой, в которой присутствуют с довольно высоким постоянством виды, являющиеся диагностическими для целого ряда ассоциаций, но *Carex vulpina*, *C. cespitosa*, *C. acuta* встречаются редко и с низким покрытием. Не играет заметной роли в этой группе сообществ и *Poa palustris*. Эту группу сообществ дифференцируют виды, которые характеризуют союз Calthion в его европейском понимании. Видовой состав этой группы достаточно специфичен для щучковых ассоциаций, на основании чего эта группа ассоциаций рассматривается как новая асс. Lysimachio—Deschampsietum. Это, конечно, одна из региональных ассоциаций щучников. Вторая ассоциация отличается от этой в основном отсутствием видов, дифференцирующих первую ассоциацию. Большинство видов мезофитов не реагируют на присутствие группы гигромезофитов. Они одинаково хорошо себя чувствуют в обеих ассоциациях.

Проведенное сравнение дает основание придти к выводу, что следует выделять не более 2 ассоциаций щучковых лугов, одна из которых отличается высоким участием гигромезофитов, состав которых может сильно меняться в разных частях ареала ассоциации, и это варьирование не связано ни с различиями в условиях местообитания, ни с географическим положением. Более двух ассоциаций в одном районе, как правило, и не выделяли. А что касается названия ассоциаций и авторства, то в приложении к синтаксонам растительности, очень плохо очерченным группой диагностических видов или характерной комбинацией видов, этому не стоит уделять так много внимания, как это прописано в «Кодексе фитоценотической номенклатуры».

Лисохвостники

Луга с высоким покрытием лисохвоста лугового сравнительно слабо представлены на Северо-Западе, что связано прежде всего со слабым развитием речных пойм, к которым эти луга приурочены. Связь с речными поймами подчеркивают многие авторы, в работах которых имеется характеристика лисохвостных лугов. Нередко эти луга относят к союзу Alopecurion pratensis Passarge 1964, который характеризуется большой группой индикаторных видов: *Alopecurus pratensis*, *Agrostis stolonifera*, *Elytrigia repens*, *Festuca arundinacea*, *F. pratensis*, *Lythrum salicaria*, *Poa pratensis*, *P. trivialis*, *Ranunculus repens*, *Rumex obtusifolius*, *Symphytum officinale*, *Taraxacum officinale*, *Phalaroides arundinacea* (Holub et al., 1967). Конечно, эти виды не ограничены в своем распространении лисохвостниками, многие из них входят в группы характерных и дифференцирующих видов других союзов и порядков. Иначе определяют этот союз уфимские геоботаники, которые считают, что союз Alopecurion отличается лишь доминированием *Alopecurus pratensis* и *Poa palustris* и не имеет своих диагностических видов (Соломещ и др., 1995; Григорьев и др., 2002). Это делает границы союза более определенными, а во флористической классификации такие прецеденты имеются. Например, подсоюз Filipendulenion выделен по доминированию *Filipendula ulmaria*. Что касается ассоциаций внутри союза Alopecurion, то часто можно встретить в западной литературе асс. Alopecuretum pratensis. Авторами этой ассоциации считают Regel 1925, Steffen 1931 или Eggler 1933. Ассоциация обычно характеризуется лишь доминированием характерного вида *Alopecurus pratensis* (Kovács, Mathe, 1967; Kovař, 1981; Španikova, 1983; Balátová-Tuláčková, 1991 горы Brdy), но иногда число характерных видов увеличивают (Eggler, 1958). Кроме этой ассоциации существуют и другие ассоциации с доминированием лисохвоста: Galio mollugimis—Alopecuretum pratensis Hundt (1954) 1958 (Hundt, 1958; Булохов, 1986; Warthemann, Reichhoff, 2001), Agropyro—Alopecuretum Miravec 1965, отнесенная к союзу Agropyro—Alopecuretum (Moravec, 1965), Cnidio—Alopecuretum Majovský 1963 (Ružickova, 1971), Gratiolo—Caricetum praecocis Bal.-Tul. 1966 (Mat'ašova, 1987), включенная в союз Cnidion venosi. В Восточной Европе также выделено немало ассоциаций лисохвостных лугов на флористической основе. Одна из них — асс. Poo palustris—Alopecuretum pratensis Shel. et al., 1987, неоднократно описанная на Украине, в Белоруссии, Башкирии, Южном Нечерноземье (Shelyag-Sosonko et al., 1987; Сапегин, 1985, 1986а, б; Булохов, 1990б, 1991, 2001; Григорьев и др., 2002). Дифференциальные виды этой ассоциации *Alopecurus pratensis* и *Poa palustre* обычно доминируют в сообществах. Интересно отметить, что такая ассоциация впервые была описана А. П. Шенниковым (1919) в Симбирской губернии. Он привел несколько описаний, содержащих полный видовой состав сообществ, но этой работы никто тогда не заметил. В. В. Алехин (1922) описал в пойме р. Вороны асс. Alopecurus pratensis + Festuca pratensis. В описаниях лисохвостных лугов Северо-Запада *Poa palustris* встречается редко и с низким покрытием, что не позволяет относить эти описания к данной ассоциации. В поймах Башкирии описан еще ряд лисохвостных ассоциаций: Trifolio montani—Alopecuretum pratensis Mirkin 1986, Bromopsi inermis—Alopecuretum pratensis Mirkin 1986 (Денисова и др., 1986), Serratulo wolfii—Alopecuretum pratensis Grigorjev et al. 2002 (Григорьев и др., 2002), которые имеют мало общего с лисохвостными лугами Северо-Запада.

Е. П. Матвеева (1967) отмечала, что лисохвост имеет узкую экологическую амплитуду, но выделила 6 ассоциаций с доминированием лисохвоста. Из постоянных видов этой формации, приведенных Матвеевой, в наших описаниях имеют высокое постоянство только мезофиты (*Deschampsia cespitosa*, *Festuca rubra*, *Phleum pratense*, *Lathyrus pratensis*, *Vicia cracca*, *Ranunculus acris*), а все гигромезофиты (*Poa palustris*, *Carex vulpina*, *Ranunculus repens*) не постоянны или отсутствуют. Отсутствие влажных вариантов лисохвостников в наших материалах подтверждается и тем, что 19 описаний оказались однородными в отношении распределения в них группы гигромезофитов (*Veronica longifolia*, *Geum rivale*, *Galium uliginosum*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium palustre*). Интересно отметить, что в монографии М. Л. Раменской (1958) по лугам Карелии лисохвостники не упоминаются, хотя В. Д. Лопатин (1971) отмечает их для Северного Приладожья. K. Regel (1925) писал, что лисохвостные луга чаще встречаются в Восточной Европе, чем в Центральной, где редки естественные луга, а в Фенноскандии они отсутствуют. Действительно, лугов с лисохвостом нет в монографии Påhlson (1994). Восточнее лисохвостные луга идут далеко на север и были отмечены в поймах Северной Двины (Корчагин, 1932), в низовьях р. Печоры (Савкина, Тазьба, 1961).

На Северо-Западе лисохвостники широко представлены в пойме р. Волхов (Алабышев, 1926; Овчинников, 1926; Степанов, 1926). Большинство наших описаний было выполнено в поймах рек Плюссы, Луги, Волхова и Оредежа. Все приведенные в таблице описания лисохвостников следует рассматривать в рамках одной ассоциации, которая соответствует по видовому составу более сухой ассоциации щучников — Cerastio—Deschampsietum. Их можно отнести к асс. Alopecuretum pratensis Steffen 1931. Эта ассоциация включает ряд субассоциаций как чисто мезофильных, так и гигрофильных, от poetosum angustifoliae (Eggler, 1958) до caricetosum gracilis (Španikova, 1983). Нецелесообразно выделять все локальные комбинации видов в ранге особых ассоциаций. Асс. Alopecuretum с территории Северо-Запада не содержит видов, которые отличали бы ее от мезофильных щучников.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-49280) и программы «Биоразнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов И. И., Волкова Л. А. Определитель листостебельных мхов Карелии // Arctoa. 1998. Vol. 7. Suppl. 1. 390 p.

Алабышев В. В. Очерк растительности поймы правого берега р. Волхов от дер. Слутки до реки Пчевжи // Материалы по исследованию реки Волхов и его бассейна. 1929. Вып. 9. С. 125—303.

Алехин В. В. Растительность лугов р. Вороны // Журн. Москов. отд. РБО. 1922. Т. 1. С. 28—57.

Булохов А. Д. Геоботанический анализ пойменных лугов Средней Десны // Структура и динамика природных систем бассейна Верхней Десны. М., 1986. С. 38—47.

Булохов А. Д. Синтаксономия травянистой растительности Южного Нечерноземья. 3. Пор. Molinietalia. 1990а. Деп. в ВИНИТИ. 57 с.

Булохов А. Д. Синтаксономия травянистой растительности Южного Нечерноземья. 4. Пор. Molinietalia, союз Alopecurion. 1990б. Деп. в ВИНИТИ. 42 с.

Булохов А. Д. Основные черты травяной растительности южного Нечерноземья (опыт эколого-флористической классификации) // Биол. науки. 1991. № 8. С. 119—129.

Булохов А. Д. Травяная растительность Юго-Западного Нечерноземья России. Брянск, 2001. 296 с.

Василевич В. И. Классификация сероольшатников северо-запада европейской части РСФСР // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 731—741.

Василевич В. И., Сырокомская И. В. Опыт флористической классификации суходольных лугов северо-запада европейской части СССР // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 10. С. 1399—1406.

Григорьев И. Н., Соломещ А. И., Алимбекова Л. М., Онищенко Л. И. Влажные луга Республики Башкортостан. Уфа, 2002. 157 с.

Денисова А. В., Мухамедшина В. С., Онищенко Л. И., Миркин Б. М. Материалы к классификации луговой растительности европейской части СССР. II. Пойменные луга Башкирии. Пор. Arrhenateretalia и Molinietalia. 1986. Деп. в ВИНИТИ. 39 с.

Елсуков М. П. Лугопастбищные угодья Поддорского района Ленинградской области // Сов. ботаника. 1936. № 5. С. 115—119.

Зайкова В. А. Луга юго-восточной части Кондопожского района в нижнем течении р. Суны // Очерки по растительному покрову Карельской АССР. Петрозаводск, 1971. С. 5—19.

Корчагин А. А. Поемные луга реки Северной Двины в Черевковском районе и их хозяйственная оценка // Тр. Ботан. музея АН СССР. 1932. Вып. 25. С. 269—348.

Куркин Л. А., Ярошенко З. Ф. Опыт экологической классификации растительности пойменных лугов. Эколого-генетическая классификация лугов окской поймы // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 12—26.

Лопатин В. Д. Краткий очерк луговой растительности Северного Приладожья // Очерки по растительному покрову Карельской АССР. Петрозаводск, 1971. С. 20—59.

Мальцева Т. В., Макунина Н. И. Луга Северо-Восточного Алтая // Растительность России. 2002. № 3. С. 22—31.

Матвеева Е. П. Луга Советской Прибалтики. Л., 1967. 335 с.

Ниценко А. А. Луга Ленинградской области и меры их улучшения // Вестн. ЛГУ. Биол. 1955. Вып. 4. С. 3—14.

Номоконов Л. И. Луговая растительность Валдайского района // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук. 1951. Вып. 30. С. 176—219.

Овчинников П. Н. Очерк растительности поймы р. Волхова от д. Завижье до с. Пчевы // Материалы по исследованию реки Волхов и его бассейна. 1926. Вып. 9. С. 305—552.

Папкова А. А. Растительный покров поймы реки Луги в пределах Лужского района Ленинградского округа // Тр. Ботан. музея АН СССР. 1930. Вып. 22. С. 329—367.

Прозорова М. М. Заволжские дернистощучковые луга Ярославско-Костромской низины // Функциональные и геоботанические исследования. Ярославль, 1976. С. 50—61.

Раменская М. Л. Луговая растительность Карелии. Петрозаводск, 1958. 400 с.

Сабардина Г. С. Луговая растительность Латвийской ССР. Рига, 1957. 304 с.

Савкина З. П., Тазьба С. М. Луга низовьев р. Печоры, их использование и улучшение // Тр. НИИ сельского хоз. Крайнего Севера. 1961. Т. 10. С. 5—48.

Сапегин Л. М. Пойменные луга юго-востока БССР, их рациональное использование, улучшение и охрана. Минск, 1985. 100 с.

Сапегин Л. М. Сообщества поймы нижнего течения р. Сож. Кл. Molinio—Arrehenatheretea // Классификация растительности СССР. М. 1986а. С. 62—69.

Сапегин Л. М. Синтаксономия луговой растительности пойм Белорусского Полесья. Пор. Molinietalia. 1986б. Деп. в ВИНИТИ. 55 с.

Сапегин Л. М., Онипченко Л. И. Пастбища пойм Белорусского Полесья // Антропогенные процессы в растительности. Уфа, 1985. С. 48—54.

Соломещ А. И., Григорьев И. Н., Миркин Б. М. О высших единицах порядка Molinietalia в Восточной Европе и Сибири // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100. Вып. 2. С. 59—71.

Степанов Е. С. Очерк растительности правого берега р. Волхова от г. Новгорода до д. Слутки и левого берега от г. Новгорода до д. Водосьи // Материалы по исследованию реки Волхова и его бассейна. 1926. Вып. 9. С. 1—124.

Степанов Е. С. Типы лугов Паше-Капшинской поймы // Зап. лесной опытн. станции Ленингр. сельхоз. ин-та. 1930. Вып. 7. Ч. 4. 157 с.

Стрелкова О. С. Луга Новоладожского района // Уч. зап. Ленингр. пед. ин-та им. Герцена. 1958. Т. 180. С. 93—104.

Сцепановiч I. М. Эколага-фларыстычны дыягназ сiнтаксонаў прыроднай травянiстай раслiннасцi Беларусi. Мiнск, 2000. 140 с.

Туганаев В. В., Хазиахметов Р. М., Миркин Б. М. Материалы к классификации луговой растительности европейская части СССР. IV. Флористическая классификация растительности лугов пойм рек Удмуртии. Деп. в ВИНИТИ. 1986. 67 с.

Хантимер И. С. Материалы к изучению лугов поймы р. Печоры // Луга Коми АССР. М.; Л., 1959. С. 173—266.

Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР // Тр. геоморфол. инст. 1932. Вып. 4. 377 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Шенников А. П. Луга Симбирской губернии. Вып. 1. Симбирск, 1919. 201 с.

Шенников А. П. К созданию единой естественной классификации растительности // Проблемы ботаники. 1962. Т. 6. С. 24—32.

Balátová-Tuláčková E. Beitrag zur Erkenntnis der Wiesen an der Odra // Preslia. 1969. Vol. 41. N 4. S. 359—379.

Balátová-Tuláčková E. Feuchtwiesen des Brdy-Berglandes und seiner Randgebietes (Mittelböhmen) // Folia Geobot. et Phytotax. 1991. Vol. 25. N 4. P. 1—79.

Baryla R. Zbiorowiska roćlinne w dolinie rzeki Giełczwi i Radomirki // Ann. Univ. Marie Curie-Skłodowska. E. 1970. Vol. 25. S. 167—186.

Blažkova D. Pflanzensoziologische Studie über die Wiesen der Südböhmischen Becken // Studie ČSAV. 1973. Č. 10. 170 s.

Botta-Dukat Z., Chytrý M., Hajková P., Havlová M. Vegetation of lowland wet meadows along a climatic continentality gradient in central Europe // Preslia. 2005. Vol. 77. N 1. P. 89—111.

Eggler J. Wiesen und Wälder des Saßtales in Steiermark // Mitt. Naturwiss. Vereines für Steiermark. 1958. Bd 88. S. 23—50.

Holub J., Hejný S., Moravec J., Neuhäusl R. Übersicht der höhere Vegetationseinheiten der Tschechoslovakei // Rozp. Českoslov. AV. Řada matem. a přirod. Věd. 1967. Vol. 77. N 3. S. 3—75.

Horvatić S. Soziologische Einheiten der Niederungswiesen in Kroatien und Slavonien // Acta Bot. Inst. Bot. Univ. Zagrebensis. 1930. Vol. 5. S. 57—118.

Horvatić S. Geographisch-typologische Gliederung der Niederungs-Wiesen und—Weiden Kroatiens // Angewandte Pflanzensoziologie. 1958. Bd 15. S. 63—73.

Hundt R. Beiträge zur Wiesenvegetation Mitteleuropas. I. Die Auenwiesen an der Elbe, Saale und Mulde // Nova acta leopoldina. 1958. Bd 20. N 135. 206 s.

Kuyper Th. W., Leeuwenberg H. F. M., Hübl E. Vegetationskundliche Studie an Feucht-, Moor- und Streuwiesen im Burgenland und Österreich // Linzer biol. Beiträge. 1978. Bd 10. H. 2. S. 231—321.

Mat'ašova Z. Rastlinne spoločenstvá mezofilných lúk a pasienkov pravobrežnej depresie rieky Latorice // Biologia (Bratislava) 1987. T. 42. N 5. S. 509—518.

Moraveć J. Wiesen in mittleren Tei des Böhmerwaldes (Šumava) // Vegetace ČSSR. 1965. A1. S. 179—385.

Pänlsson L. Vegetationstyper i Norden. Stockholm. 1994. 627 p.

Passarge H. Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes. I. // Pflanzensoziologie. Bd 13. 1964. 324 s.

Passarge H. Über boreale Grünlandgesellschaften // Feddes Repertorium. 1967. Bd 87. H. 7—8. S. 527—543.

Regel K. Über litauischen Wiesen // Veröffentl. Geobot. Inst. Rübel. 1925. H. 3. S. 320—334.

Ružickova H. Rastlinné spoločenstvá lúk a slatín v povodi Čiernej vody // Biol. Prace. 1971. Vol. 17. N 7. 132 s.

Shelyag-Sosonko Yu. R., Sipailova L. M., Solomakha V. A., Mirkin B. M. Meadow vegeration of the Desna floodplain // Folia geobot. et phytotax. 1987. Vol. 22. N 2. P. 113—169.

Špánikivá A. Rastlinne spoločenstva radu Molinietalia na Slovensku // Acta bot. Slovaka. Ser. A. 1983. Vol. 7. 144 s.

Traczyk T. Plant communities of Strzeleckie Meadows in Kampinos Forest // Ekologia Polska. Ser. A. 1966. T. 14. N 18. P. 285—299.

Warthemann G., Reichhoff L. Die Pflanzengesellschaften des Auengrünlandes im Biosphärenreservat Mittlere Elbe (Sachsen-Anhalt) im historischen, räumlichen und syntaxonomischen Vergleich // Tuexenia. 2001. Bd 21. S. 153—178.

SUMMARY

Meadow communities with the dominance of lime grass are very common in the North-West, and in all the forest zone of European Russia. These meadows are heterogeneous in floristic composition and can be divided into two associations. The Lysimachio-Deschampsietum is characterized by group of hydromesophytic species and the Ceratio-Deschampsietum is mesic one. Both associations were divided into two subassociations. Meadow foxtail communities occur in floodplains mainly, and they are relatively rare in the North-West where the floodplains are poorly developed. All foxtail communities are included in ass. Alopecuretum pratensis. Its floristic composition is very similar to that of Cerastio-Deschampsietum.

УДК 528.94.581.524.4 (5)

© Н. М. Калибернова

ЗОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПОЙМ РЕК ЗАПАДНОЙ СИБИРИ В ПРЕДЕЛАХ ЛЕСНОЙ ЗОНЫ

N. M. KALIBERNOVA. ZONAL PECULIARITIES OF RIVER VALLEY VEGETATION OF WESTERN SIBERIA WITHIN THE FOREST ZONE

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812)234-45-12
E-mail: kalibernova@mail.ru
Поступила 19.12.2005

Проведен анализ зональных и региональных особенностей растительного покрова речных долин на территории Западной Сибири, осуществленный в процессе создания Фитоэкологической карты России. Результаты анализа позволили выделить для Западной Сибири 7 типов долинных макроэкосистем и провести корреляцию их с широтными и региональными особенностями Западносибирского региона.

Ключевые слова: растительность, пойма, тайга, зональность, макроряды, Западная Сибирь.

Фитоэкологическое мелкомасштабное картографирование азиатской части России, проводимое в Лаборатории географии и картографии растительности Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, основывается на обобщении и анализе уже имеющихся многообразных данных, касающихся растительности, климатических и литологических характеристик, почв, орографии — наиболее важных факторов формирования как зональных, так и региональных вариантов растительного покрова. Общая концепция Фитоэкологической карты России масштаба 1 : 4 000 000 освещена в нескольких работах (Сафронова, 1996; Сафронова, Юрковская, Ильина и др., 1996; Ильина, Юрковская, 1999). При ее подготовке учитывался уже накопленный опыт картографирования растительности крупных региональных блоков как в России, так и за ее пределами (Эколого-фитоценотические комплексы..., 1977; Карта растительности СССР, 1990; Карта растительности Казахстана и Средней Азии, 1995; Унни, 1996; Зоны и типы поясности..., 1999а; и др.). В данной статье приводится сравнительная характеристика зональных и региональных особенностей пойменного растительного покрова на территории Западной Сибири, обсуждаются выделение в пределах долин таежных рек участков со схожими экосистемами и корреляция их с широтными и региональными показателями Западносибирского региона.

Физико-географическая характеристика Западной Сибири

Территория Западной Сибири огромна и занимает около четверти азиатской таежной части России. Современные физико-географические особенности Западной Сибири, так же как и история ее формирования, определяют ее растительный покров на макроуровне.

ТАБЛИЦА 1

Климатические различия природных зон Западной Сибири (по: Мезенев, Карнацевич, 1969)

Климатический показатель	Зоны		
	тундровая	таежная	степная
Теплоресурсы климата, ккал/(см^2 в год)	27	34.5	47.4
Осадки за вегетационный период, мм	220	260—325	140—170
Общее увлажнение за год, мм		630—770	290—320
Максимально возможное испарение за год, мм	450	520—630	770—820

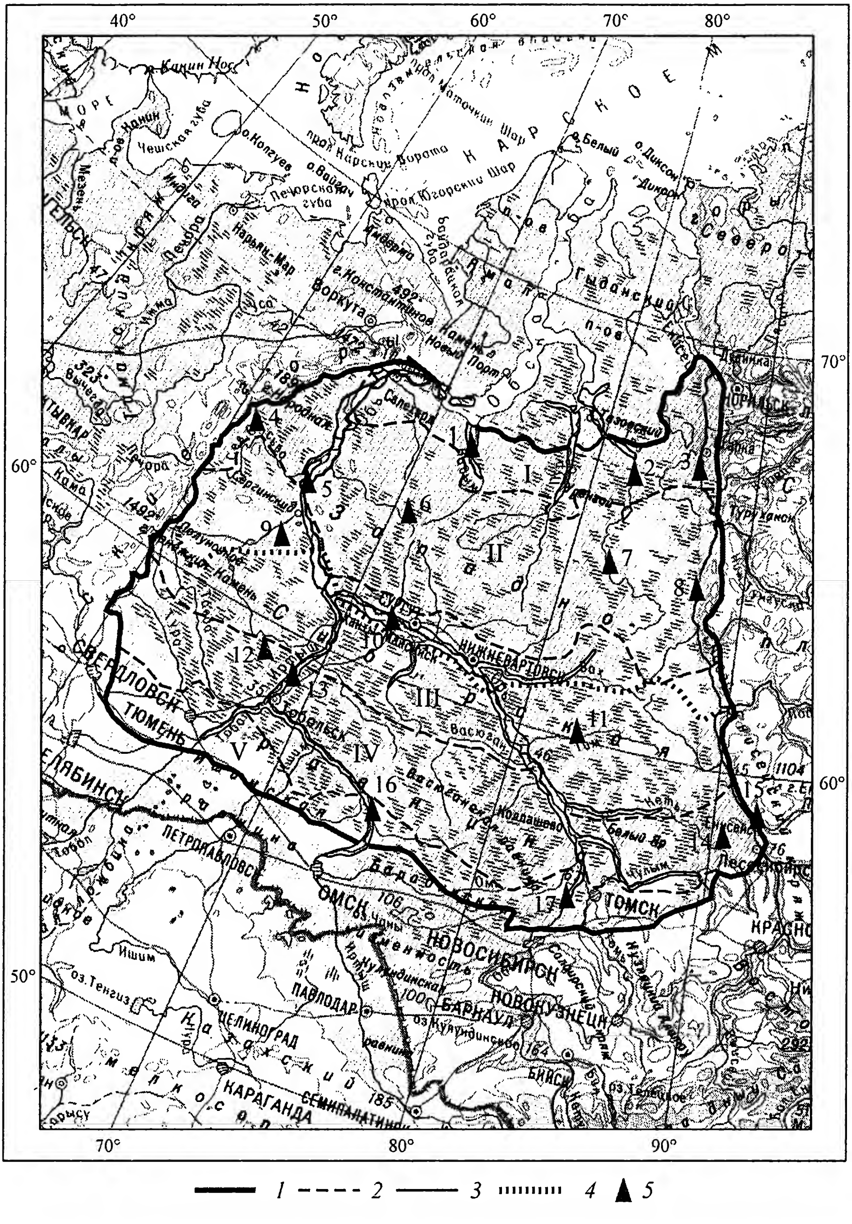
Анализ природных факторов, определяющих здесь растительный покров таежной зоны (характер климата, температурный режим, наличие вечной мерзлоты, гидротермические показатели и др.), показывает их значительные изменения с севера на юг вследствие большой протяженности равнины в меридиональном направлении (табл. 1, 2). Как следствие, в пределах западно-сибирского региона на-

ТАБЛИЦА 2

Климатические данные метеостанций,
расположенных в долинах рек таежной зоны и вблизи них

№ станции на рисунке	Местоположение	Осадки, мм				Т° сред. за год	Сумма Т° воздуха выше +10°	Вегетационный период	Число дней с Т° воздуха выше +10°
		Σ год	XI—III	IV—X	за вегетационный период				
Лесотундра									
1	Надым	434	98	334	235	−6.6	855	VI—IX	63
2	Нижний Таз	422	93	329	236	−7.9	906	VI—IX	66
3	Нижний Енисей	506	141	365	249	−7.9	951	VI—IX	67
Северная тайга									
4	Междуречье	426	100	326	232	−3.9	1156	VI—IX	83
5	Нижняя Обь	407	95	312	257	−3.1	1260	VI—IX	87
6	Междуречье	431	95	336	232	−5.3	1055	VI—IX	75
7	Средний Таз	472	104	368	264	−6.1	1080	VI—IX	76
8	Средний Енисей	517	140	377	426	−6.4	1076	VI—IX	74
Средняя тайга									
9	Междуречье	437	105	332	233	−2.4	1296	V—IX	92
10	Средняя Обь	509	123	386	312	−3.1	1361	V—IX	91
11	Тим	523	121	402	331	−2.8	1420	V—IX	94
Южная тайга									
12	Междуречье	446	89	357	335	−1.0	1622	V—IX	105
13	Нижний Иртыш	445	98	347	278	−0.9	1650	V—IX	108
14	Междуречье	511	148	363	291	−1.7	1676	V—IX	109
15	Верхний Енисей	460	125	335	273	−0.8	1640	V—IX	106
Подтайга									
16	Верхний Иртыш	444	96	348	292	−1.10	1719	V—IX	113
17	Верхняя Обь	415	99	316	253	−0.7	1780	V—IX	115

Примечание. В таблицу вошли климатические показатели метеостанций, расположенных в долинах рек таежной зоны и взятые из базы данных, созданной в программе Access. Для сравнения приведены также данные некоторых метеостанций, расположенных в междуречьях. Местонахождение станций показано на рисунке.



1 ---- *2* —— *3* ıııııııı *4* ▲ *5*

Схема подзонального деления таежной зоны Западной Сибири и местонахождение речных долин в ее пределах.

1 — граница таежной зоны Западной Сибири, *2* — границы подзон. Подзоны: I — лесотундра, II — северная тайга, III — средняя тайга, IV — южная тайга, V — подтайга; *3* — граница поймы, *4* — граница вечной мерзлоты, *5* — метеостанции, данные которых использованы в статье (см. табл. 2).

блюдается хорошо выраженная зональность, в том числе и в растительном покрове (Зоны и типы поясности..., 1999а, б); обычно выделяются тундровая, таежная и степная зоны. В статье рассматривается территория таежной зоны, в том числе районы лесотундры (на севере) и подтайги (на юге), где в долинах рек формируется растительность с участием таежных элементов. Зональные климатические особенности, а также климатические характеристики наиболее крупных речных долин приведены в табл. 1 и 2. Метеостанции, данные которых использованы в табл. 2, указаны на рисунке.

История формирования речных долин

В структурно-тектоническом отношении Западная Сибирь представляет собой эпигерцинскую плиту с доюрским фундаментом. Континентальное развитие региона началось с олигоцена (Морфоструктурный анализ..., 1979; Растительный покров..., 1985), когда происходили «экспансия» речных артерий на освободившиеся от моря территории и связанное с этим широкое развитие процессов осадконакопления и рельефообразования, эрозионно-аккумулятивная деятельность и озерная аккумуляция. В олигоцене и плиоцене в центральных и южных районах Западной Сибири преобладали процессы тектонических погружений, прерывавшихся стабильными условиями. Происходили неоднократные изменения физико-географических условий (смена более и менее влажных периодов, периодов активизации и затухания эрозионной деятельности, тектонических движений). Речные артерии тогда имели типично равнинный характер. Общими особенностями речной системы были слабая врезанность русел, обилие озерных бассейнов, наличие замкнутых речных бассейнов, впадавших в изолированные озерные котловины.

На рубеже плиоценового и плейстоценового периодов произошли существенные изменения всей палеогеографической обстановки. Уровень Полярного бассейна понизился, его береговая линия была на 300—400 м ниже современной, что обусловило активизацию эрозионной деятельности. Речная сеть в бассейне Оби и Иртыша имела уже много общего с современной. Большая часть крупных современных долин бассейнов Оби и Иртыша наследует долины, выработанные в то время.

В течение ранне-среднеплейстоценового этапа происходили устойчивые и длительные опускания равнины и шельфа. Это привело к повышению уровня Полярного бассейна, затоплению огромных пространств шельфа и проникновению морских вод в пределы суши по речным долинам. В результате по всему бассейну Оби и Енисея господствовали уже не процессы врезания, а процессы аккумуляции и бокового блуждания русел, вырабатывались широкие и мало врезанные долины. Рельеф всей Западной Сибири стал менее расчлененным. Большое влияние на рельеф оказали также ледниковые покровы демьяновского и самарского оледенений.

В позднеплейстоценово-голоценовое время сформировалась современная речная сеть Западной Сибири, в том числе единая речная система Оби и Иртыша.

Таким образом, в современном рельефе междуречных пространств центральной части Западной Сибири преобладают аккумулятивные равнины, сложенные рыхлыми четвертичными отложениями различного механического состава. Абсолютные высоты местности различаются лишь на 100 м, только на юге выражены структурно-денудационные плато, где эта разница достигает 300 м (Васюганское, Приобское и др.). Специфическая черта Западной Сибири — чрезвычайно большая заболоченность территории (в среднем около 50 %), связанная с устойчивой тенденцией к опусканию и слабой дренированностью большинства местообитаний.

Для Западной Сибири характерны также малые продольные уклоны рек. Большинство рек здесь протекает в толще рыхлых осадочных отложений. С этим связано формирование пойменных террас, иногда чрезвычайно широких, из мощного аллювия. Самая широкая пойма — на нижней Оби в районе пос. Березово (до 65 км).

Строение долин рек на большом протяжении асимметричное: правый берег крутой и высокий, обычно подмываемый, левый — пологий и отделенный от русла поймой и террасами. Долины Иртыша и Енисея асимметричны практически по всей длине, долина Оби — ниже впадения Иртыша. Енисею, Оби и многим другим рекам Западной Сибири свойственно четковидное строение (чередование расширенных и суженных участков). Преобладающее направление течения большей части рек — субмеридиональное и субширотное, маркирующее простирание тектонических структур. Поймы Оби и Иртыша уникальны по своим размерам и исключительной долгопоемности.

Длина Оби от слияния Бии с Катунью — 3650 км (вместе с Катунью 4345 км), водосборный бассейн составляет 2867 тыс. км.^{2} Глубины в низовье достигают 40—50 м. Небольшой продольный уклон, многоводность Оби и рыхлые отложения, слагающие ее долину, обусловливают развитие широкой поймы (до 50—60 км) с большим количеством озер, стариц и заболоченных понижений. Иртыш — наиболее крупный приток Оби, его длина (вместе с Черным Иртышом) — 4248 км, а водосборный бассейн занимает 1520 тыс. км.^{2} Вместе они образуют единую систему. Обе реки начинаются в горах, но в пределах Западной Сибири они приобретают черты типичных равнинных рек и образуют разветвленную и густую речную сеть из рукавов и притоков. В долине Оби выделяется 4 террасы, морфологически хорошо выражены 1-я и 2-я надпойменные террасы. В нижнем течении Оби поверхность всех террас видоизменена мерзлотными формами (бугры пучения, термокарстовые западины).

Сходное с Обью строение имеет и долина Иртыша. На значительном протяжении (от Семипалатинска до Омска) она врезана слабо при большой ширине (десятки километров). Террасы в рельефе также дифференцированы слабо, на их поверхности встречаются эоловые гривы. Гидрологический режим Оби и Иртыша определяется длительными весенне-летними половодьями. Долины более мелких рек Западной Сибири (Надыма, Пура, Таза) и другие мало отличаются по геолого-геоморфологическому строению от Оби. Исключением является лишь верхняя часть долины Таза, где глубина вреза значительная, а долина узкая.

В своем современном виде долина Енисея сложилась в послеледниковье, ее протяженность составляет 4092 км; площадь бассейна Енисея — 2580 тыс. км.^{2} Он на значительном протяжении протекает вдоль глубинного Енисейского разлома. Край Сибирской платформы высоко приподнят над низкими равнинами Западно-Сибирской плиты, и правый коренной берег Енисея высокий и крутой. Левый же берег долины низкий и пологий. Это является причиной резкой асимметрии бассейна реки: правобережная часть почти в 6 раз больше левобережной и обладает хорошо развитой речной сетью, левобережные притоки небольшие и слабо врезанные. Характерно чередование суженных и расширенных отрезков долины, часто имеющих разное количество террас. Имеет значение и то, что долина Енисея перекрывалась ледниковыми покровами, чего не происходило с Обью и Иртышом. В настоящее время Енисей и его правобережные («среднесибирские») притоки характеризуются преимущественно интенсивным врезанием, а в низких левобережных долинах преобладает аккумуляция.

Характеристика пойменной растительности

Анализ пойменной растительности такого большого региона, как Западная Сибирь, может проводиться только на основе многочисленных исследований разных специалистов, печатных и картографических источников, касающихся как растительного покрова, так и флоры, фитогеографии и других дисциплин. Существует достаточное количество картографических и литературных источников о растительном покрове и его связи с условиями среды в долинах рек: всей Западной Сибири (Карта растительности Западно-Сибирской равнины, 1976; Растительный покров Западно-Сибирской равнины, 1985), Оби и Иртыша (Максимов, Николаев, 1963; Роднянская, 1969; Таран, Дымина, 1990; Ильина, 1984, 1997; Мальцева, 2000 и др.), Енисея (Номоконов, 1959а, б; 1962; и др.), рек бассейна Карского моря (Потокин, 1999; Титов, Потокин, 2001), других более мелких рек (Растительный покров..., 1985 и др.). Эти работы послужили основой для характеристики и анализа растительности западносибирских пойм, в первую очередь с фитоэкологической точки зрения. Вопросы зональности рек Западной Сибири разбираются многими из приведенных авторов, например, зональность так или иначе проявляется на картах (см. выше). Однако требуется более подробное и систематизированное выявление зональных закономерностей пойм западносибирских рек. В приведенном ниже описании пойменной растительности Западной Сибири суммированы и выстроены по зональному признаку имевшиеся у автора печатные и иные материалы.

Поймы в пределах лесотундры

Самые северные участки речных долин расположены в пределах тундровой зоны и лесотундры в дельте и низовьях Оби, отдельными участками — в низовьях Енисея, Пура и Таза, Надыма, мелких рек тундровой зоны.

Низкие уровни поймы заняты соровыми лугами (*Arctophila fulva*, *Equisetum fluviatile*, *Carex aquatilis*).

Средние уровни — кустарниково-разнотравно-злаковые с редкой лиственницей (*Larix sibirica*), с хорошо развитым кустарниковым ярусом (*Duschekia fruticosa*, *Salix hastata*, *S. phylicifolia*, *Juniperus sibirica*, *Betula nana*). Разнотравно-злаковый покров густой и высокий: *Alopecurus pratensis*, *Poa sublanata*, *Festuca ovina*, *Veratrum lobelianum*, *Equisetum fluviatile* и др.

Высокие уровни — это старые участки притеррасной поймы, склоны и бровки первой надпойменной террасы. Лиственничные редколесья 15—17 м, в кустарниковом ярусе преобладают ерник и кустарниковые ивы (*Betula nana*, *Salix hastata*, *S. phylicifolia*), меньше ольхи (*Duschekia fruticosa*) и можжевельника (*Juniperus sibirica*). В травяно-кустарничковом ярусе основную роль играют *Vaccinium uliginosum*, *Rubus arcticus*, меньше *Festuca ovina*, *Equisetum pratense* и др. Характерно обилие зеленых мхов (*Hylocomium splendens*, *Drepanocladus uncinatus*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*). На Тазе и Пуре отмечается значительная примесь березы, ели в древесном ярусе и хорошее развитие кустарникового яруса с обилием *Duschekia fruticosa*.

Поймы в пределах северной тайги

Долина р. Оби выше пос. Березово переходит в пределы северной тайги. При ширине 10—45 км она отличается большим количеством проток и рукавов. Соответственно характер поймы проточно-островной, из-за чего почти стерты различия между прирусловой, центральной и притеррасной поймой и большее значение приобретает деление на экологические уровни, зависящие от рельефа и режима поемности.

Низкие уровни долины заняты обширными, иногда до нескольких сотен км^2, соровыми понижениями. Относительная высота над средней многолетней меженью составляет всего 2—3.5 м, поэтому эти участки заливаются на длительный срок, до 80—100 дней. Соры часто почти лишены растительности и заняты разреженными группировками сорового разнотравья и злаков (*Arctophila fulva*, *Eleocharis acicularis*, *E. palustris*, *Beckmannia eruciformis*), но обычно это вполне сомкнутая соровая луговая растительность — арктофиловые, бекманиевые, полевицевые (*Agrostis stolonifera*) сообщества. Полевицевые луга занимают наибольшие площади и имеют густой невысокий травяной покров, где кроме полевицы в небольшом количестве присутствуют *Beckmannia eruciformis*, *Equisetum fluviatile*, *Stachys palustris*, *Ranunculus acris*, *Rorippa sylvestris*, *Galium palustre*, *Ptarmica vulgaris*, *Inula britannica*, *Alisma plantago-aquatica*, *Myosotis palustris*. Наличие соровых лугов, которые начинают преобладать южнее полярного круга, является характерной особенностью речных пойм северной тайги.

Средний уровень расположен в 3.5—5 м над меженью, длительность его заливания — 70—75 дней. К этому уровню относятся пологие склоны к соровым понижениям, или плоские гривы вдоль мелких протоков, или нижние части высоких прирусловых грив, занятые осоковыми и вейниковыми лугами и мелкоивняковыми зарослями. Центральная ассоциация этого высотного ряда — водноосоковая (*Carex aquatilis*). Кочки высотой около 30 см и диаметром 20 см занимают около 1/3 площади. Кроме осоки единично встречаются *Galium palustre*, *Cardamine pratensis*, *Agrostis stolonifera*. Вейниковые луга, на которых преобладают *Calamagrostis langsdorffii*, *Carex aquatilis* и *Poa pratensis*, несколько более разнообразны по видовому составу. Менее широко, но достаточно распространены бескочкарные мятликово-вейниковые и канареечниково-вейниковые луга (*Calamagrostis langsdorffii*, *Poa palustris*, *P. pratensis*, *Phalaroides arundinacea*), которые чередуются с группами кустарниковых ив (*Salix viminalis*, *S. cinerea*). Сплошные массивы лугов среднего уровня встречаются довольно редко, более характерно их сочетание с соровыми понижениями.

Для гривистой поймы вдоль основного русла и больших проток характерен ряд разнотравно-злаковых лугов и ивняков в сочетании с осоковыми лугами понижений. Начальное звено — разнотравно-злаковые полидоминантные луга (*Calamagrostis langsdorffii*, *Poa palustris*, *P. pratensis*, *Alopecurus pratensis*, *Beckmannia eruciformis*, *Agrostis gigantea*, *Phalaroides arundinacea*). Они являются переходными к лугам высокого уровня.

Высокий уровень — это прирусловые валы вдоль больших проток, верхние части высоких грив. Средние высоты превышают 5 м над меженным уровнем и заливаются почти ежегодно, но на 25—40 дн. Участки высокого уровня занимают весьма маленькую площадь. Вейниковые (*Calamagrostis langsdorffii*) и особенно мятликовые (*Poa palustris*, *P. pratensis*) луга часто чередуются с довольно густыми ивняками (кустарники *Salix viminalis* и *S. cinerea*) 2—3 м выс. Плоские вершины грив заняты вейниковыми ивняками паркового типа, южнее — канареечниковыми ивняками. Иногда на вершинах высоких грив располагаются ивовые (*Salix viminalis*, *S. alba*) и березовые травяные леса. Леса лиственные, хвойные и смешанные очень редки и встречаются на останцах надпойменных террас среди поймы. Их можно считать потенциальной заключительной стадией данной пойменной сукцессии (серии) (Растительный покров..., 1985, с. 189). Здесь наряду с брусникой, багульником обычны *Mentha arvensis*, *Lactuca sibirica*, *Galium boreale*, *Veronica longifolia*, заходящие из речной долины.

По северным притокам Оби, а также в нижнем и среднем течении Надыма, Пура, Таза, в низовьях Енисея развит кустарниково-хвойный ряд долинных сообществ с *Picea obovata*, *Larix sibirica*, *L. gmelinii*.

Начальной стадией развития ряда являются арктофиловые и осоковые луга низкого уровня, но они занимают очень маленькие площади вдоль русел.

На средних уровнях преобладают ивняки (кустарниковые виды: *Salix phylicifolia*, *S. lanata*, *S. viminalis*), лангсдорфовейниковые и разнотравно-злаковые сообщества.

Более высокие уровни заняты мелколиственными (ивово-березовыми и березовыми) лесами с *Betula pendula*, *Salix viminalis*, *S. alba*, с обилием кустарников (*Rosa acicularis*, *Duschekia fruticosa*, *Sorbus sibirica*, *Salix phylicifolia*). В травяном ярусе господствуют *Calamagrostis langsdorffii*, *Poa palustris*, *P. pratensis*, мезофитное разнотравье: *Ranunculus acris*, *Galium boreale*, *Veronica longifolia*, *Viola epipsila* и др.

Заключительная стадия этого ряда — субклимаксовые смешанные, темно- и светлохвойные леса. На глинистых отложениях это березово-еловые и еловые травяно-зеленомошные леса, на легких почвах — березово-лиственничные и лиственничные. Везде характерно преобладание в подлеске ольхи. В травяном покрове обилие таежных видов — *Vaccinium vitis-idaea*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Trientalis europaea*, *Viola epipsila*. Влияние поемности еще сохраняется, о чем говорит участие в сообществах *Calamagrostis langsdorffii*, *Geranium sylvaticum*, *Anemonidium dichotomum*, *Aconitum septentrionale*.

Поймы в пределах средней тайги

Среднетаежные ряды пойменных сообществ располагаются в нижнем течении Оби на участке Березово—Ханты-Мансийск. Пойма этого участка также проточно-островная, но проток и рукавов значительно меньше.

Низкие уровни долгопоемные, ежегодно заливаются на 1—3 мес и заняты соровой растительностью и кочковатыми осоковыми и вейниковыми лугами. Хотя соровые участки здесь распространены широко, но в отличие от более северного участка р. Оби они не имеют больших размеров. Однако абсолютно преобладают остроосоково-вейниковые (*Carex acuta*, *Calamagrostis neglecta*), остроосоково-канареечниковые (*Phalaroides arundinacea*) и вейничково-канареечниковые луга.

Средний уровень имеет высоты 6—7 м над средней меженью и заливается на 1.5—2 мес раз в 4 года. Основные растительные сообщества — луга настоящие и болотистые и заросли кустарников. Преобладают вейник (*Calamagrostis langsdorffii*) и канареечник (*Phalaroides arundinacea*), других видов мало. Чистые лангсдорфовейниковые луга по вершинам чередуются с ивняками (*Salix viminalis*, *S. pentandra*, *S. cinerea*).

Высокие уровни заливаются раз в 7—8 лет на 1—1.5 нед и заняты мелколиственными и смешанными лесами: ивняками паркового типа (в основном *Salix alba* с примесью *S. cinerea*, *S. bebbiana*, *S. lapponum*), березовыми лесами (*Betula pendula*, *Salix alba*) с густым кустарниковым подлеском из *Rosa majalis*, *Ribes nigrum*, *Padus avium*, *Swida alba*. Не занимая больших площадей, они являются очень характерным элементом пойменного ландшафта. На останцах можно видеть мелколиственно-хвойные и хвойные (кедровые и сосновые) с пойменными элементами леса.

Поймы в пределах южной тайги

Южнотаежные ряды пойменных сообществ получают распространение по средней Оби (Ханты-Мансийск—Парабель), ее притокам (Вах, Кемь, низовья Чулыма), по нижнему Иртышу, Тоболу. Это наибольший по протяжению отрезок Оби. Здесь пойма еще сохраняет проточно-островной характер, но появляются участки сегментно-гривистой поймы.

Низкие уровни (до 5—7 м от межени) ежегодно заливаются на 1.5—3 мес. Соровая растительность имеется, но количество и площади соров уменьшаются вверх по течению и сходят на нет. Преобладают остроосоковые луга (*Carex acuta*) и канареечниковые болотистые луга. Настоящие луга — канареечниково-вейниковые и вейниковые (*Calamagrostis langsdorffii* и *Calamagrostis epigeios*) — по площади уступают болотистым.

Средние уровни (7—8 м от межени) заливаются раз в 2—4 года на срок до 45 дн. Здесь разнотравно-злаковые луга перемежаются ивняками паркового типа из древовидных (*Salix alba*, *S. pentandra*) и кустарниковых (*Salix viminalis*, *S. triandra*) ив. Ивняки не образуют сплошных массивов, для них наиболее обычен разнотравно-злаковый (*Calamagrostis canescens*, *Poa pratensis*, *Alopecurus arundinacea*) и разнотравный травяной ярус.

Высокие уровни поднимаются выше 8 м над меженью, заливаются раз в 8—10 лет всего на 7—15 дней и заняты лесной растительностью: ивовыми, тополевыми (*Populus nigra* с примесью *P. alba*), березовыми, сосново-березовыми и елово-пихтово-березовыми древостоями с разнотравным, канареечниковым, вейниковым травяным покровом с примесью *Rubus saxatilis*, *Melica nutans*, *Milium effusum*. По останцам встречаются хвойные леса: сосновые зеленомошные и брусничные на песчаных почвах, елово-пихтовые и кедрово-пихтовые на суглинистых.

Поймы в пределах подтайги

Подтаежные поймы обнаруживают ярко выраженные зональные черты, такие как развитие степных фитоценозов на высоких и удаленных от реки гривах, галофитизация субстратов. Субклимаксовой стадией обычно являются мелколиственные сообщества лесостепного типа — березовые колочные леса.

По р. Оби на участке Парабель-Кожевниково, а также по Иртышу на участке Цингалы-Большеречье для пойменной растительности можно привести следующий ряд сообществ.

По отрицательным длительнопоемным формам рельефа остроосоковые луга чередуются с зарослями *Equisetum fluviatile*, *Scolochloa festucacea* и осоково-канареечниковыми лугами.

Средний уровень затопляется на 30—60 дней и занимает большие площади. В сообществах обычно доминирует лисохвост (*Alopecurus pratensis*) и значительную роль играют мятлик (*Poa pratensis*), полевица (*Agrostis clavata*), а также разнотравье (*Equisetum arvense*, *Sanguisorba officinalis*, *Vicia cracca*, *Galium boreale* и др.). Ближе к южной зональной границе значительную роль наряду с лисохвостовыми играют полидоминантные сообщества с участием овсяницы луговой, пырея, мятлика лугового и других злаков.

Высокие уровни заливаются только в годы с максимальным половодьем. Распространены осиновые и березовые мелколесья (*Populus tremula*, *Betula pendula*), которые чередуются с зарослями *Rosa majalis*. На останцах можно видеть березовые, осиновые, иногда сосново-березовые с хорошим кустарниковым подлеском

(*Rosa acicularis*, *Rhamnus cathartica*, *Padus avium*, *Viburnum opulus*) леса. Травяной покров — высокотравье (*Thalictrum simplex*, *T. minus*, *Filipendula ulmaria*, *Kadenia dubia*) и злаки (*Agrostis gigantea*, *Poa pratensis*, *Calamagrostis canescens*).

По верхней Оби, Томи, Тоболу, Тавде, Ишиму овсяницевые, мятликовые, лисохвостовые, ежовые и полидоминантные луга занимают значительные площади, в основном на низких и средних уровнях, и чередуются с зарослями кустарниковых ив и березово-тополевыми рощами. Очень большая роль принадлежит сообществам ивняков (*Salix viminalis*, *S. alba*), которые распространены на всех уровнях.

По Оби выше Новосибирского водохранилища, в среднем и верхнем течении Тобола, Ишима, Вагая, в состав пойменного ряда входят разнотравно-злаковые луга, низинные осоково-тростниковые болота и мелколиственные леса. На старых, высоких массивах центральной и притеррасной поймы, на первой надпойменной террасе преобладают березовые (*Betula pendula*) леса, разреженные и остепненные. Травяной покров также разрежен и сложен *Poa angustifolia*, *Festuca ovina*, *Bromopsis inermis* с участием лугово-степных видов (*Filipendula vulgaris*, *Agrimonia pilosa*, *Brachypodium pinnatum*), в том числе галофитных (*Galatella biflora*, *Eryngium planum*). Полого-гривистую центральную пойму занимают разнотравно-злаковые луга, в значительной степени остепненные и галофитизированные. Наиболее распространены разнотравно-пырейные со значительным участием *Bromopsis inermis*, *Poa angustifolia* и разнотравья (*Trifolium pratense*, *Kadenia dubia*, *Filipendula vulgaris*, *Cirsium setosum*). Вдоль главного русла рек располагаются в основном ленточные ивово-березовые и ивово-тополевые леса с богаторазнотравным (многовидовым) травяным покровом (*Thalictrum minus*, *T. simplex*, *Lythrum salicaria* и др.). Для равнинно-западинного притеррасья характерна галофитизация растительного покрова. Встречаются солончаковатые луга, где наряду с доминирующими *Agrostis gigantea*, *Alopecurus arundinaceus* имеется примесь галофитных видов разнотравья: *Saussurea amara*, *Juncus gerardii*, *Scorzonera parviflora*, *Plantago cornuti*, *Triglochin maritimum*. По берегам стариц — незасоленные евтрофные тростниковые и тростниково-осоковые из *Carex cespitosa* сообщества.

Ординация пойменной растительности

Трудность ординации растительного покрова речных пойм состоит в том, что они являются переходными экосистемами, функционирующими на контакте «вода—суша» (Залетаев, 1997). Таким образом, на фоне зональных факторов среды, определяемых географическим положением региона, действуют азональные факторы и процессы, такие как поемность и аллювиальность. В результате этого растительность подобных местообитаний отличается высокой динамичностью и представляет собой набор неустойчивых сообществ, образующих сукцессионные ряды (Липатова, 1971; Сочава, 1972, 1979; Ильина, 1984, 1996а, 1997; Растительный покров..., 1985; Калибернова, 1993; Огарь, 1999). Для ординации пойменной растительности Западной Сибири автор применил макрокомплекс, понимая его как отрезок долины, обладающий сходными зональными, региональными, гидрологическими и фитоценотическими характеристиками.

Для таежной части Западной Сибири, включая прилегающие к ней районы лесотундры и подтайги, где, как упоминалось в начале статьи, в долинах рек формируется растительность с участием таежных элементов, можно указать 7 макрокомплексов.

1. Лесотундровый ряд: соровые луга (*Arctophila fulva*, *Equisetum fluviatile*, *Carex aquatilis*) → мелкоивняково-ерниковые разнотравно-злаковые (*Alopecurus praten-*

sis, *Poa sublanata*, *Festuca ovina*, *Veratrum lobelianum*, *Equisetum fluviatile*) с редкой лиственницей (*Larix sibirica*) сообщества → лиственничные редколесья кустарничковые (*Vaccinium uliginosum*, *Rubus arcticus*) и зеленомошные (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Drepanocladus uncinatus*).

2. Северотаежный ряд: соровые луга (*Arctophila fulva*, *Agrostis stoloniera*) → болотистые водноосоковые (*Carex aquatilis*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Poa pratensis*), мятликово-вейниковые и канареечниково-вейниковые луга (*Calamagrostis langsdorffii*, *Poa palustris*, *P. pratensis*, *Phalaroides arundinacea*) в сочетании с разнотравно-злаковыми лугами (*Calamagrostis langsdorffii*, *Poa palustris*, *P. pratensis*, *Alopecurus pratensis*, *Beckmannia eruciformis*, *Agrostis gigantea*, *Phalaroides arundinacea*) и ивняками (*Salix viminalis* и *S. cinerea*) → хвойные (*Larix sibirica*, *Picea obovata*) леса.

3. Северотаежный ряд: мелкоивняковые (*Salix phylicifolia*, *S. lanata*, *S. viminalis*), вейниковые (*Calamagrostis langsdorffii*), водноосоковые (*Carex aquatilis*), злаковые (*Calamagrostis langsdorffii*, *Poa palustris*, *P. pratensis*) сообщества → мелколиственные (*Betula pendula*, *Salix viminalis*, *S. alba*) леса разнотравно-злаковые (*Calamagrostis langsdorffii*, *Poa palustris*, *P. pratensis*, *Ranunculus acris*, *Galium boreale*) → смешанные, темно- и светлохвойные леса.

4. Среднетаежный ряд: соровые (*Arctopila fulva*, *Agrostis stolonifera*) луга в сочетании с закочкаренными дернистоосоковыми (*Carex cespitosa*) с *Calamagristis neglecta*, *Poa palustris* → водноосоковые и осоково-канареечные луга (*Phalaroides arundinacea*, *Carex aquatilis*, *C. acuta*) с *Calamagrostis neglecta* → лангсдорфовейниковые (*Calamagrostis langsdorffii*) и канареечниковые (*Phalaroides arundinacea*) луга в сочетании с ивняками (*Salix viminalis*, *S. pentandra*, *S. cinerea*) → ивово-березовые леса (*Betula pendula*, *Salix alba*) разнотравные → хвойные (*Pinus sibirica*, *P. sylvestris*).

5. Южнотаежный ряд: остроосоковые луга (*Carex acuta*) → канареечниково-вейниковые (*Calamagrostis langsdorffii* и *Calamagrostis epigeios*, *Phalaroides arundinacea*) луга → ивняки (*Salix viminalis*, *S. triandra*, *S. pentandra*) разнотравно-злаковые и разнотравные (*Calamagrostis canescens*, *Poa pratensis*, *Alopecurus arundinacea*, *Thalictrum simplex*, *Filipendula ulmaria*, *Galium boreale*, *Geranium sibiricum*) → березовые (*Betula pendula*) и тополевые (*Populus nigra*, *P. alba*) вейниково-разнотравные → березово-хвойные и хвойные леса.

6. Подтаежный ряд: остроосоково-канареечниковые и осоково-вейниковые луга → овсяницевые (*Festuca pratensis*), лисохвостовые (*Alopecurus pratensis*), ежовые (*Dactylis glomerata*) и полидоминантные с *Poa pratensis*, *Elytrigia repens* → молодые ветловые (*Salix alba*), березовые (*Betula pendula*), осиновые (*Populus tremula*, *P. nigra*, *P. alba*) леса высокотравные (*Thalictrum simplex*, *Filipendula ulmaria*, *Kadenia dubia*, *Agrostis gigantea*) → ивовые, березовые, осиновые леса разнотравно-злаковые (*Poa pratensis*, *Agrostis gigantea*, *Festuca ovina*, *Phleum pratense*, *Rubus saxatilis*, *Geranium sylvaticum*).

7. Подтаежный остепненный ряд: ивняки (*Salix viminalis*) осоково-злаковые (*Agrostis gigantea*, *Carex vesicaria*, *Saussurea amara*) в сочетании с осоково-тростниковыми (*Phragmites australis*, *Carex cespitosa*) болотами, солончаковыми лугами (*Agrostis gigantea*, *Alopecurus arundinaceus*, *Saussurea amara*, *Juncus gerardii*, *Scorzonera parviflora*) → разнотравно-злаковые (*Elytrigia repens*, *Bromopsis inermis*, *Poa angustifolia*, *Trifolium pratense*, *Cirsium setosum*) остепненные луга → березовые и осиновые колочные леса злаково(*Poa angustifolia*, *Festuca ovina*, *Bromopsis inermis*)-разнотравные с участием лугово-степных и галофитных видов (*Agrimonia pilosa*, *Filipendula ulmaria*, *Galatella biflora*, *Rubus saxatilis*, *Eryngium planum*, *Brachypodium pinnatum*).

Распределение звеньев описанных выше макрорядов по уровням поймы и их зональные особенности наглядно представлены в табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Распределение звеньев зональных пойменных макрокомплексов по уровням поймы

Отрезок реки	Уровни		
	низкий	средний	высокий
В пределах лесотундры			
Дельта и низовья Оби, низовья Енисея, Пура и Таза, Надыма, мелких рек	Соровые луга	Ивняково-ерниковые (*Betula nana*, кустарниковые ивы) разнотравно-злаковые (*Alopecurus pratensis*, *Poa sublanata*, *Festuca ovina*) сообщества	Лиственничные редколесья (*Larix sibirica*) с ерником и ивой
В пределах северной тайги			
Обь ниже пос. Березово	Соровые луга	Болотистые водноосоковые, лангсдорфовейниковые и канареечниковые луга	Лангсдорфовейниковые и мятликовые (*Poa palustris*, *P. pratensis*) луга в сочетании с ивняками паркового типа
Северные притоки Оби, нижнее и среднее течение Надыма, Пура, Таза, низовья Енисея	» »	Лангсдорфовейниковые и разнотравно-злаковые луга в сочетании с кустарниковыми ивняками	Ивово(*Salix viminalis*, *S. alba*)-березовые, в подлеске с *Duschekia fruticosa* леса мятликово(*Poa palustris*, *P. pratensis*)-лангсдорфовейниковые
В пределах средней тайги			
Обь (пос. Березово—Ханты-Мансийск)	Остроосоковые и незамеченновейниково-канареечниковые луга в сочетании с сорами	Лангсдорфовейниковые и канареечниковые луга	Ивово(*Salix viminalis*, *S. alba*)-березовые с густым кустарниковым подлеском леса и ивняки паркового типа
В пределах южной тайги			
Средняя Обь (Ханты-Мансийск—Парабель), притоки Оби (Вах, Кемь, нижний Чулым), низовья Иртыша и Тобола	Острoосоковые, канареечниковые и вейниковые (*Calamagrostis langsdorfii*, *C. epigeios*) болотистые луга	Разнотравно-злаковые (*Calamagrostis canescens*, *Poa pratensis*, *Alopecurus arundinacea*) луга в сочетании с парковыми ивняками	Березовые и тополевые (*Populus nigra*, *P. alba*) вейниково-разнотравные
В пределах подтайги			
Обь (Парабель-Кожевниково)	Острoосоковые и острoосоково-канареечниковые болотистые луга	Злаковые луга (луговоовсяницевые, луговолисохвостовые, ежовые и полидоминантные)	Ивовые, березовые, осиновые мелколесья высокотравные (*Filipendula ulmaria*, *Agrostis gigantea*)
Обь выше Новосибирского водохранилища, среднее и верхнее течение Тобола, Ишима, Вагая	Ивняки осоково-злаковые (*Agrostis gigantea*, *Carex vesicaria*) в сочетании с дернисто-осоково-тростниковыми болотами, солончаковыми лугами (*Agrostis gigantea*, *Saussurea amara*, *Juncus gerardii*, *Plantago cornuti*)	Разнотравно-пырейные с *Poa angustifolia*, *Kadenia dubia*, *Filipendula vulgaris* остепненные	Березовые и осиновые леса злаково-разнотравные с участием лугово-степных и галофитных видов (*Poa angustifolia*, *Festuca ovina*, *Brachypodium pinnatum*, *Agrimonia pilosa*, *Filipendula vulgaris*, *Galatella biflora*)

Выводы

Назовем основные фитоэкологические особенности пойменной растительности Западной Сибири, в том числе и зональные.

Как показывает имеющийся литературный материал и его анализ, для пойм Западной Сибири наиболее характерна луговая растительность. Луга по площади значительно превосходят сообщества других типов растительности. В поймах таежной части Западной Сибири господствуют лангсдорфовейниковые, канареечниковые и водноосоковые сообщества.

Среди болотистых лугов исключительно широкое распространение имеют водноосоковые (*Carex aquatilis*), остроосоковые (*Carex acuta*) и дернистоосоковые (*Carex cespitosa*) фитоценозы: 1/3 всей площади лугов. В южнотаежной пойме *Carex acuta* почти полностью занимает понижения центральной поймы. К северу возрастает доля осоки *Carex aquatilis*. В средней и особенно северной тайге ее позиции перемещаются на склоны грив и соров. Для северной и средней тайги также достаточно характерна формация полевицы побегообразующей (*Agrostis stolonifera*) по окраинным частям соров, не распространенная южнее. Велика роль вейниковых (*Calamagrostis langsdorffii*) и канареечниковых (*Phalaroides arundinacea*) лугов, распространенных в речных поймах на всей территории Западной Сибири. Сплошные массивы этих лугов на средних уровнях встречаются довольно редко, более характерно их сочетание с соровыми понижениями. Настоящие луга по площади значительно уступают болотистым и занимают верхние уровни. На лугах подтаежных пойм ярко выраженными зональными чертами являются галофитизация растительности и развитие степных фитоценозов на высоких и удаленных от русла местоположениях.

Наиболее яркими зональными показателями пойменной растительности являются заключительные стадии пойменных рядов, приуроченные к высоким уровням и представленные субклимаксовыми лесными сообществами. Кроме того, в пределах каждой таежной подзоны имеются определенный состав сообществ каждого уровня и определенное соотношение площадей луговых, кустарниковых, лесных фитоценозов. Меняются экологические позиции пойменных сообществ: фитоценозы, занимающие в поймах южной тайги нижние экологические уровни, в поймах северной и средней тайги переходят на более высокие позиции. В таежной зоне несут черты зональности как центральная, так и прирусловая часть поймы, как луговая, так и древесная растительность (табл. 3). Это подтверждает, например, сравнительная характеристика растительных сообществ Обской поймы в пределах южной, средней и северной тайги (Роднянская, 1969; Ильина, 1997).

Отепляющее воздействие водных потоков приводит в пойме к смещению к северу растительности соответствующих зон и подзон по сравнению с водораздельными равнинами. Так, в северную тайгу внедряется среднетаежная пойменная растительность, в средней тайге растительность поймы относится к южной тайге, северотаежная пойма распространяется вплоть до лесотундры.

Зональные различия проявляются также в преобладании в различных подзонах тех или иных типов растительности: в южной тайге в пойме типична древесная и луговая растительность, в средней тайге — древесная, луговая и растительность соров, в северной тайге — древесно-кустарниковая, луговая и растительность соров. Для средней и особенно северной тайги зональным явлением следует считать соровую растительность, занимающую самые низкие, бессточные местоположения — здесь площади соров огромны.

Табл. 3 наглядно показывает распределение звеньев зональных пойменных макрокомплексов по уровням поймы. Наблюдается смещение аналогичных звеньев разных макрокомплексов с одних высотных позиций на другие в зависимости от зонального местоположения.

Благодарности

Автор благодарит Т. К. Юрковскую, И. Н. Сафронову (БИН РАН), Г. Н. Огуреву (МГУ, географический ф-т) за помощь и консультации.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-14-49302).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас Иркутской области. М.; Иркутск, 1962. 182 с.

Атлас Тюменской области. М.; Тюмень, 1971. Вып. I. 27 листов.

Залетаев В. С. Речные поймы как система экотонов // Экосистемы речных пойм: структура, динамика, ресурсный потенциал, проблемы охраны. М., 1997. С. 7—17.

Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий: Карта для высших учебных заведений. М. 1 : 8 000 000 / Под ред. Г. Н. Огуреевой. М., 1999а. 2 л.

Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий: Пояснительный текст и легенда к карте. М. 1 : 8 000 000 / Под ред. Г. Н. Огуреевой. М., 1999б. 64 с.

Ильина И. С. Инвентаризационно-оценочная геоботаническая карта пойм Оби и Иртыша (принципы и методы составления) // География и природные ресурсы. 1984. № 1. С. 127—134.

Ильина И. С. Региональное деление растительного покрова пойм рек Оби и Иртыша на структурно-динамической основе // Бот. журн. 1996а. Т. 81. № 1. С. 89—96.

Ильина И. С. Системный подход при региональном анализе растительного покрова // География и природные ресурсы. 1996б. № 1. С. 5—13.

Ильина И. С. Эколого-динамическая концепция и категории устойчивости растительного покрова пойм рек // Экосистемы речных пойм: структура, динамика, ресурсный потенциал, проблемы охраны. М., 1997. С. 18—80.

Ильина И. С., Юрковская Т. К. Фитоэкологическое картографирование и его актуальные проблемы // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 12. С. 1—7.

Калибернова Н. М. Отражение растительного покрова пойм и долин рек на карте растительности Казахстана и Средней Азии // Геоботаническое картографирование 1993. СПб., 1993. С. 58—66.

Карта растительности СССР. Для высших учебных заведений. М. 1 : 4 000 000. М., 1990. 4 л.

Карта растительности Западно-Сибирской равнины. М. 1 : 1 500 000. М., 1976. 4 л.

Карта растительности Казахстана и Средней Азии (в пределах пустынной области). М. 1 : 2 500 000. М., 1995. 3 л.

Липатова В. В. О показе растительности пойм на обзорных мелкомасштабных картах // Геоботаническое картографирование 1971. Л., 1971. С. 29—37.

Максимов А. А., Николаев А. С. Опыт зональной характеристики поймы р. Оби по весенне-летним разливам // Изв. Сиб. отд. АН СССР. 1963. № 8. Сер. Биол.-мед. наук. Вып. 2. С. 68—78.

Мальцева Т. В. Суходольные луга в районе Новосибирского водохранилища (эколого-фитоценотический анализ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2000.

Мезенцев В. С., Карнацевич И. В. Увлажненность Западно-Сибирской равнины. Л., 1969. 168 с.

Морфоструктурный анализ речной сети СССР. М., 1979. 304 с.

Номоконов Л. И. Пойменные луга Енисея. М., 1959а. 456 с.

Номоконов Л. И. Почвы пойменных лугов Енисея // Тр. Вост.-Сиб. ф-ала АН СССР. 1959б. Вып. 17. С. 72—102.

Огарь Н. П. Растительность долин рек семиаридных и аридных регионов континентальной Азии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Алматы, 1999. 47 с.

Потокин А. Ф. Растительность поймы реки Таз: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1999. 20 с.

Растительность правобережья Енисея. Новосибирск, 1971. 379 с.

Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск, 1985. 350 с.

Роднянская Э. Е. Характеристика зональных особенностей растительности поймы р. Оби в таежной зоне // Вестн. ЛГУ. 1969. № 12. Сер. Геол., геогр. Вып. 2. С. 115—125.

Сафронова И. Н. Первое Международное рабочее совещание по проекту создания мелкомасштабной карты растительности Азии // Геоботаническое картографирование 1994—1995. СПб., 1996. С. 70—72.

Сафронова И. Н., Юрковская Т. К., Ильина И. С. и др. К созданию новой обзорной карты растительности Азии м. 1 : 4 000 000 // Геоботаническое картографирование 1996. СПб., 1997. С. 56—63.

Сочава В. Б. Классификация растительности как иерархия динамических систем // Геоботаническое картографирование. 1972. Л., 1972. С. 3—18.

Сочава В. Б. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск, 1979. 190 с.

Таран Г. С. Флора и растительность поймы средней Оби (в пределах Александровского района Томской области): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1996. 17 с.

Таран Г. С., Дымина Г. Д. Разногодичная изменчивость травяных сообществ в пойме средней Оби // Известия Сибирского отделения Академии наук СССР. Сер. Биол. наук. 1990. Вып. 2. С. 85—92.

Титов Ю. В., Потокин А. Ф. Растительность поймы реки Таз. Сургут, 2001. 141 с.

Унни Н. В. М. Мелкомасштабное картографирование растительности обширных территорий: перспективы использования современных дистанционных методов и ГИС, опыт Индии // Гeботаническое картографирование 1994—1995. СПб., 1996. С. 51—54.

Эколого-фитоценотические комплексы Азиатской России. Иркутск, 1977. 70 с. (с картой).

SUMMARY

The analysis is made of the zonal and regional features of vegetation cover of river valleys in the Western Siberia, within the framework of creation of the phytoecological map of Russia. 7 types of the valley macroecosystems were distinguished as a result of the analysis, and their correlation with latitudinal and regional peculiarities of the Western Siberian region was made.

УДК 576.316.345

© **А. В. Родионов, Е. С. Ким, Е. О. Пунина,**
Э. М. Мачс, Н. Б. Тюпа, Н. Н. Носов

ЭВОЛЮЦИЯ ХРОМОСОМНЫХ ЧИСЕЛ В ТРИБАХ *AVENEAE* И *POEAE* ПО ДАННЫМ СРАВНИТЕЛЬНОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ВНУТРЕННИХ ТРАНСКРИБИРУЕМЫХ СПЕЙСЕРОВ ITS1 И ITS2 ЯДЕРНЫХ ГЕНОВ 45S pPHK

A. V. RODIONOV, E. S. KIM, E. O. PUNINA, E. M. MACHS, N. B. TYUPA, N. N. NOSOV.

EVOLUTION OF CHROMOSOME NUMBERS IN THE TRIBES *AVENEAE* AND *POEAE* INFERRED FROM THE COMPARATIVE ANALYSIS OF THE INTERNAL TRANSCRIBED SPACERS ITS1 AND ITS2 OF NUCLEAR 45S rRNA GENES

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: plantcaryo@mail.ru

Поступила 22.08.2005
Окончательный вариант получен 20.08.2006

Среди *Poeae* и *Aveneae*, для которых характерны кариотипы с основным хромосомным числом $x = 7$, имеются роды, у которых x снижено до 6, 5, 4, и даже 2. В частности, необычно низкое число хромосом ($2n = 4$, $x = 2$) обнаружено у *Zingeria biebersteiniana* (*Aveneae*) и *Colpodium versicolor* (*Poeae*). Для того чтобы исследовать происхождение необычного двухромосомного генома *Colpodium* и *Zingeria*, были секвенированы внутренние транскрибируемые спейсеры ITS1 и ITS2 и гены 5.8S pPHK *Colpodum versicolor* и некоторых других представителей *Aveneae* и *Poeae*. Сравнительный анализ последовательностей ITS1 и ITS2 выявил низкое генетическое расстояние (p-distance) между последовательностями рДНК *Colpodium versicolor* и *Zingeria biebersteiniana* и обнаружил статистически высоко вероятную монофилию этих родов. Это позволяет предположить, что редукция числа хромосом до $2n = 4$ имела место у общего предка *Zingeria* и *Colpodium*.

Ключевые слова: хромосомные числа, эволюция, *Poaceae*, *Pooideae*.

Число хромосом в кариотипе, их абсолютные и относительные размеры, положение центромер на хромосомах (центромерные индексы) видоспецифичны. Эти характеристики кариотипа сходны у таксономически близких видов и более или менее заметно различаются у отдаленных видов. На этом, собственно, и строится классическая кариосистематика растений (С. Навашин, 1911; Делоне, 1915; Winge, 1917; Левитский, 1925, 1931, 1939; Авдулов, 1931; Розанова, 1933; М. Навашин, 1934). Изменение числа хромосом в кариотипе является одним из механизмов генетической изоляции видов и оказывает заметное влияние на физиологию генетических процессов. Во многих случаях изменения числа хромосом в кариотипе сопровождаются изменением уровня специализации вида (Цвелёв, 1972, 1975, 1967а), влияют на скорость развития растения (M. Navashin, 1929) и устойчивость к неблагоприятным климатическим воздействиям (Соколовская, Стрелкова, 1938, 1940, 1948), существенно изменяют частоту генетической рекомбинации (Burt, Bell, 1987; Горлов и др., 1993; Pardo-Manuel de Villena, Sapienza, 2001). Полиплоидизация, сегментные дупликации и анеуплоидия влекут за собой изменение дозы генов и связанные с этим процессы сайленсинга (Feldman, Levy, 2005) и быстрых мутационных изменений в мультиплицированных участках генома (Gu et al., 2004). Иными словами, изменения числа хромосом в кариотипе могут повлечь за собой (градуально или одномоментно) существенную структурную и функциональную реорганизацию генетического аппарата вида, иногда достигающую уровня системной мутации (Стегний, 2001).

Эффекты изменений кариотипа в разных конкретных случаях могут быть своеобразны и разнонаправлены. При этом они всегда находятся под жестким прессом стабилизирующего отбора. Не случайно при сравнительном анализе кариотипов растений, относящихся к разным родам и трибам, как правило, удается определить первичный (исходный) гаплоидный набор хромосом, характерный для данного таксона (так называемое «основное число хромосом», традиционно обозначаемое символом x) — индекс, относительно стабильный на уровне рода, а нередко и семейства. И в тоже время отмечены случаи «хромосомных революций», когда число хромосом в кариотипе и их размеры существенно изменяются за исторически короткое время даже у близких, сохранивших морфологическое сходство, видов (Wang, Lan, 2000).

Для понимания фундаментальных механизмов эволюции кариотипов особенно интересны случаи канализированной, направленной эволюции хромосомных наборов, когда можно предполагать, что сходные изменения хромосом произошли и закрепились независимо в разных (не обязательно близких) филогенетических ветвях. M. White (1965), по-видимому первым обративший внимание на этот вариант эволюции кариотипов, предложил назвать такое явление кариотипической ортоселекцией.

Предмет нашего исследования — эволюция кариотипов злаков (сем. *Poaceae*). Как таксономическая группа злаки сформировались относительно недавно — около 77 млн лет назад (Kellog, 2001; Gaut, 2002). В пределах подсем. *Pooideae* дивергенция триб имела место примерно 25—50 млн лет назад (Gaut, 2002). Некоторые полиплоидные виды, такие как гексаплоидные пшеницы, возникли всего лишь около 10 тыс. лет назад (Feldman, Levy, 2005). Несмотря на «юный» возраст семейства, у современных злаков число хромосом в кариотипе варьирует так, что охватывает три порядка — от 2n = 4 у *Zingeria biebersteiniana* (Claus) P. Smirn. (триба *Aveneae*) и *Colpodium versicolor* (Stev.) Schmalh. (триба *Poeae*) до 2n = 263—265 у *Poa litorosa* Cheesem. (*Poeae*) (обзоры: Болховских и др., 1969; Hunziker, Stebbins, 1986; Hilu, 2004).

Какое число хромосом следует принимать за исходное для гипотетического предка всех современных *Poaceae*, однозначно определить не удается. Предковый для злаков гаплоидный хромосомный набор мог состоять или из 5—7 (Flovik, 1938; Цвелёв, 1969, 1987, 1991; Hunzikler, Stebbins, 1986; Tsvelev, 1989) или из 11—12 хромосом (Авдулов, 1931; Hilu, 2004). В дальнейшем в разных трибах это число хромосом изменялось так, что для разных современных родов в пределах сем. *Poaceae* предполагаются примечательно разные основные числа (x) — 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 13, 14, 18 (см.: de Wet, 1986; Hilu, 2004). Складывается впечатление, получившее название «редукционной гипотезы», что более высокие хромосомные числа характерны для базальных таксонов злаков, в то время как у специализированных видов часто наблюдаются относительно низкие основные числа хромосом (Hilu, 2004).

Из приведенных примеров вариаций чисел хромосом видно, что среди злаков кариологически наиболее вариабельны виды, относимые к двум близким трибам *Aveneae* и *Poeae*. Именно представители этих триб характеризуются наибольшими и наименьшими хромосомными числами среди *Poaceae*. Основные числа у родов, входящих в эти трибы, варьируют от x = 2 (*Zingeria* среди *Aveneae* — Цвелёв, Жукова, 1974; *Colpodium* среди *Poeae* — Соколовская, Пробатова, 1977) до x = 11 у *Dupontia* из *Poeae* (Löve, Rithchie, 1966; Brysting et al., 2003). При этом исходное гаплоидное число хромосом для представителей этих триб, по-видимому, было равно 7 (Цвелёв, 1969, 1987, 1991; Hilu, 2004).

Цель этой статьи — используя методы молекулярной филогенетики, определить степень родства *Zingeria* и *Colpodium* с другими представителями *Aveneae* и *Poeae*, имеющими типичные для подсем. *Pooideae* хромосомные наборы с x = 7 и тем самым выяснить, происходила ли редукция числа хромосом у предковых форм *Zingeria* и *Colpodium* параллельно в двух разных филогенетических ветвях, или эти виды имели общего предка, у которого и произошла редукция числа хромосом в кариотипе.

Материал и методика

В работе амплифицированы и секвенированы внутренние транскрибируемые спейсеры ITS1 и ITS2 и гены 5.8S рРНК ядерных геномов нескольких видов злаков, образцы которых были собраны на территории Российской Федерации.

Agrostis capillaris L. (=*A. tenuis* Sibth.) — Ленинградская обл., заказник Ламмин-Суо; ЕП, НТ, ГК.[1] Исследование кариотипа этого образца показало для него 2n = 28 (Родионов и др., 2006). *Anthoxantum alpinum* A. et D. Löve (=*A. nipponicum* Honda, *A. odoratum* subsp. *alpinum* (A. et D. Löve) B. Jones et Meld.) — Карачаево-Черкессия, Тебердинский государственный биосферный заповедник, ущелье р. Кышкаджер, верхняя граница альпийского пояса, 2800 м — АР, ЕП, СБ, ЮП — 2n = 10 (Родионов и др., 2006); *Avena canariensis* Baum — эндемик Канарских островов, Пушкин коллекция ВИР (К-1916); НТ, ЕК — образец любезно предоставлен И. Г. Лоскутовым — 2n = 14 (Тюпа и др., 2002). *A. macrostachya* Ladiz — исходное место сбора Алжир, образец получен из коллекции ВИР (К-1856), Пушкин — НТ, ЕК — образец любезно предоставлен И. Г. Лоскутовым; *A. pilosa* M. B. (=*A. eriantha* Dur.) — исходное место сбора — Азербайджан — образец получен из коллекции ВИР (К-201), г. Пушкин — НТ, ЕК — образец любезно предоставлен И. Г. Лоскутовым — 2n = 14; (Родионов и др., 2006). *Catabrosella variegata* (Boiss.) Tzvel. (=*Catabrosa variegata* Boiss, *Colpodium variegatum* (Boiss.) Griseb.) — Карачаево-Черкессия, Тебердинский государственный биосферный заповедник, высокогорное пастбище, ущелье р. Кышкаджер, 2800 м — АР, ЕП, СБ, ЮП — 2n = 10 (Родионов и др., 2006); *Colpodium versicolori* (Stev.) Schmalh. — Карачаево-Черкессия, Тебердинский государственный биосферный заповедник, скалистая осыпь у оз. Кышкаджер, 3000 м — АР, ЕП, СБ, ЮП — 2n = 4 (Родионов и др., 2006); *Helictotrichon adzharicum* (Albov) Grossh. (=*H. asiaticum* Roshev.) — Карачаево-Черкессия, Тебердинский государственный биосферный заповедник, истоки р. Назылыкол, 2500 м — АР, ЕП, СБ, ЮП — хромосомный набор образца исследовать не удалось, но ранее для образцов этого вида, собранных в Карачаево-Черкессии, показано 2n = 14 (Пробатова, Соколовская, 1978). *Paracolpodium altaicum* (Trin.) Tzvel. (=*Colpodium altaicum* Trin.) — Горно-Алтайская республика, Кош-Агачский р-н, окр. пос. Акташ, 3000 м — АР, ЕП, СД — 2n = 42 (Родионов и др., 2006); *Poa alpigena* (Blytt.) Lindm. (*Poa pratensis* subsp. alpigena (Blytt.) Hiit., *P. pratensis* var. alpigena Blytt) — Архангельская обл., Онежский п-ов, окрестности дер. Пурнема, сосновый лес на горе Камениха — АР, ЕК, НН — 2n = 56—70 (Агапова и др., 1993); *P. angustifolia* L. (*P. pratensis* subsp. *angustifolia* (L.) Arcang.) — Санкт-Петербург, пос. Комарово, ул. Курортная, заросли кленового подроста — НН. По литературным данным — 2n = 42—70 (Агапова и др., 1993; Родионов и др., 2006). *P. chaixii* Vill. — Санкт-Петербург, окрестности пос. Репино, сосняк по обочине Приморского шоссе — НН. По литературным данным — 2n = 14 (Соколовская, 1972). *P. compressa* L. — Ленинградская обл., г. Выборг, парк у здания городского архива — НН — 2n = 42 (Соколовская, 1972); *Poa palustris* L. — Санкт-Петербург, пос. Комарово, ул. Кавалерийская, сырой лес — НН. Хромосомный набор образца исследовать не удалось, по литературным данным — 2n = 28 (Соколовская, 1972). *P. schischkinii* Tzvel. (=*Arctopoa schischkinii* (Tzvel.) Probat.) — Горный Алтай, Чуйская степь, урочище Актал, берег р. Юстыт — АР,

---

[1] Инициалами здесь и далее обозначены коллекторы: АР — А. В. Родионов, ГК — Г. Ю. Конечная, ЕК — Е. С. Ким, ЕП — Е. О. Пунина, НН — Н. Н. Носов, НТ — Н. Б. Тюпа, СБ — С. В. Бондаренко, СД — С. А. Дьяченко, ЮП — Ю. М. Пунин.

ЕП, СД. — 2n = 70 (Родионов и др., 2006). *P. supina* Schrad. — Соловецкие острова, о-в Большая Муксалма, лес у берега моря к северу от дамбы — АР, ЕК, НН — 2n = 14 (Родионов и др., 2006). *P. tanfiljewii* Roshev. (=*P. palustris* subsp. *tanfiljewii* (Roshev.) Tzvel.) — Архангельская обл., Онежский п-ов, окрестности дер. Пурнема, мыс Вейнаволок, обрывистый склон — АР, ЕК, НН. По литературным данным — 2n = 28, 35 (Цвелёв, 1976).

Выделение геномной ДНК объектов исследования производилось согласно методике J. J. Doyle, J. L. Doyle (1987) с незначительными модификациями (Родионов и др., 2005). Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили по стандартным методикам (Mullis et al., 1986). В работе в качестве праймеров использовали ITS1-F (Gardes, Brunes, 1993) и ITS4 (White et al., 1990). ПЦР проводили на амплификаторе «PCR-Sprint» (Hybaid Inc., UK). Параметры циклов амплификации 1 цикл: 10 мин 94 °С; 35 циклов: 1 мин 94 °С; 1 мин 48 °С; 10 мин 72 °С; 1 цикл: 10 мин 72 °С. Секвенировали последовательности с использованием флуоресцентно меченых терминирующих реакцию аналогов нуклеотидов (Sanger et al., 1977). В работе использованы флуоресцентно меченые 2′,3′-дидезоксинуклеозидтрифосфаты набора Big Dye Terminator Kit v.2.0 (PerkinElmer Life Sciences, Inc., Boston, USA). Секвенирующая ПЦР производилась на автоматическом Секвенаторе ABI Prizm 377 (Applied Biosystems, Warrington, UK) на базе Научно-производственной фирмы «Омникс» (С.-Петербург, Россия).

Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей проводили с использованием пакета программ MEGA3.1 (Kumar et al., 2004). Список видов, относящихся к *Aveneae* и *Poeae*, для которых нами и другими исследователями секвенирован район ITS1-5.8S-ITS2, приведен в таблице. Если у какого-либо рода секвенированы ITS более чем у двух видов (*Festuca*, *Hierochloё* и некоторые другие), в анализ, как правило, брали только два из них, отбирая такие виды, у которых известны хромосомные числа. Статистическая проверка полученных филогенетических деревьев проводилась методом bootstrap-анализа (Felsenstein, 1985).

Результаты и обсуждение

Для того чтобы исследовать закономерности изменения числа хромосом в кариотипах *Poeae* и *Aveneae*, было проведено сравнение последовательностей внутренних транскрибируемых спейсеров (ITS) ядерных генов 45S рРНК. Секвенированные нами последовательности включали фрагмент 18S рДНК, ITS1, 5.8S рДНК, ITS2 и фрагмент 26S рДНК. Выбор участка для секвенирования определялся тем, что ITS-последовательности эволюционно изменчивы и потому информативны в геносистематических исследованиях как на уровне рода (Hsiao et al., 1994, 1995; Grebenstein et al., 1998; Soreng, Terrell, 2000; Catalan et al., 2004), так и в ряде случаев при анализе взаимоотношений родов и триб в составе семейств и таксономических единиц более высокого порядка (Hershkovitz, Lewis, 1996; Soreng, Terrell, 2000; Catalan et al., 2004). В качестве внешней группы нами был взят *Triticum monococcum* L. — диплоидный вид, относящийся к одной из наиболее примитивных среди *Pooideae* триб *Triticeae*, имеющий типичный для современных настоящих злаков кариотип с 2n = 14, x = 7 (Цвелёв, 1972, 1975).

Последовательности генов 5.8S рРНК у исследованных нами видов имели длину 160—161 п. н. Длины последовательностей ITS1 и ITS2 оказались сходными с таковыми у представителей других триб семейства Злаков и составили 213—220 п. н. для ITS1 и 213—218 п. н. для ITS2. В их составе присутствуют консервативные для цветковых растений мотивы, предположительно необходимые

Список нуклеотидных последовательностей ITS1 и ITS2 из базы данных GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov/Genbank), использованных при реконструкции филогенетического древа *Poeae* и *Aveneae*

Вид	№ в Genbank	Триба			Авторы
		Цвелёв, 1987; Tzvelev, 1989	Watson, Dallwitz, 1992	GRWG, 2001	
***Agrostis capillaris* L.**	**AY520820**	***Poeae***	***Aveneae***	***Poeae***	**Kim E. S., Tyupa N. B., Machs E. M., Punina E. O., Rodionov A. V.**
A. magellanica Lam.	AY705883	»	»	»	Gardner R. C., Keeling J., de Lange P. J., Wright S. D., Cameron E. K.
Alopecurus vaginatus (Villd.) Pall. ex Kunth	AVA96920 AVA96923	*Phleeae*	*Aveneae*		Grebenstein B.
***Anthoxanthum alpinum* A. et D. Löve**	**ANTOD**	***Poeae***	»	»	**Kim E. S., Machs E. M., Punina E. O., Rodionov A. V.**
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb.	AY237843	»	*Poeae*	»	Brysting A. K., Fay M. F., Leitch I. J., Aiken S. G.
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	AY237832	»	»	»	Brysting A. K., Fay M. F., Leitch I. J., Aiken S. G.
Arrhenatherum elatius (L.) J. et C. Presl	AF019795	»	*Aveneae*	»	Hsiao C., Chatterton N. J.
***Avena canariensis* B. R. Baum, Rajhathy et D. R. Sampson**	**AY497471**	»	»	»	**Rodionov A. V., Kim E. S., Tyupa N. B., Loskutov I. G.**
***A. pilosa* (Roem. et Schult.) M. Bieb.**	**AY530162**	»	»	»	**Kim E. S., Tyupa N. B., Machs E. M., Efimov A. M., Loskutov I. G., Rodionov A. V.**
Beckmannia eruciformis (L.) Host	BER389163 BER389164	*Phleeae*	»	»	Hemleben V.
Brachypodium sylvaticum (Huds.) Beauv.	AJ608155	*Brachypodieae*	*Brachypodieae*	*Brachypodieae*	Blattner F. R.
Briza minor L.	BZAITS	*Poeae*	*Poeae*	»	Hsiao C., Chatterton N. J., Asay K. H., Jensen K. B.
Calamagrostis epigeios (L.) Roth	CEP306449	»	*Aveneae*	»	Jakob S. S., Blattner F. R.
Castellia tuberculosa (Moris) Bor	AF532954	»	*Poeae*	»	Catalan P., Torrecilla P., Rodrigeuz J. A. L., Olmstead R. G.
***Catabrosella variegata* (Boiss.) Tzvel.**	**AY862811**	»	»	»	**Rodionov A. V., Kim E. S., Machs E. M., Tyupa N. B., Punina E. O.**
Catapodium rigidum (L.) C. E. Hubb. ex Dony	AF532940	»	»	»	Catalan P., Torrecilla P., Rodriguez J. A. L., Olmstead R. G.
***Colpodium versicolor* (Stev.) Schmalh.**	**AY497472**	»	»	»	**Rodionov A. V., Tyupa N. B., Kim E. S., Punina E. O.**

Вид	№ в Genbank	Триба			Авторы
		Цвелёв, 1987; Tzvelev, 1989	Watson, Dallwitz, 1992	GRWG, 2001	
Ctenopsis delicatula (Lag.) Paunero	AF478499	*Poeae*	*Poeae*	*Brachypodieae*	Torrecilla P., Catalan P.
Cynosurus echinatus L.	AF532937	»	»	»	Catalan P., Torrecilla P., Rodriguez J. A. L., Olmstead R. G.
Dactylis hispanica Roth	AF393014	»	»	»	Torrecilla P., Catalan P.
D. glomerata L.	AF393013	»	»	»	Torrecilla P., Catalan P.
Deschampsia alpina (L.) Roem. et Schult.	AY237845	»	*Aveneae*	»	Brysting A. K., Fay M. F., Leitch I. J., Aiken S. G.
D. sukatschewii (Popl.) Roshev.	AY237844	»	»	»	Brysting A. K., Fay M. F., Leitch I. J., Aiken S. G.
Dupontia fisheri R. Br.	AY237847	»	»	»	Brysting A. K., Fay M. F., Leitch I. J., Aiken S. G.
Festuca altaica Trin.	AF532952	»	*Poeae*	»	Catalan P., Torrecilla P., Rodriguez J. A. L., Olmstead R. G.
F. ovina L.	AF532959	»	»	»	Catalan P., Torrecilla P., Rodriguez J. A. L., Olmstead R. G.
F. heterophylla Lam.	AF532958	»	»	»	Catalan P., Torrecilla P., Rodriguez J. A. L., Olmstead R. G.
***Helictotrichon adzharicum* (Albov) Grossh.**	**AY870327**	»	*Aveneae*	*Poeae*	**Kim E. S., Machs E. M., Punina E. O., Rodionov A. V.**
H. blaui (Asch et Janka) C. E. Hubb. subsp. *blaui*	HBL96864 HBL96865	»	»	»	Grebenstein B.
H. pratense subsp. *pratense*	HPR389153 HPR389152	»	»	»	Grebenstein B.
***H. pubescens* (Huds.) Pilg.**	AY870326 (ITS1-5.8S)	»	»	»	**Machs E. M., Kim E. S., Punina E. O., Rodionov A. V.**
H. pubescens (Huds.) Pilg.	HPU96877 (ITS2)	»	»	»	Grebenstein B., Roeser M., Sauer W., Hemleben V.
Hierochloë equiseta Zotov	AY705901	»	*Aveneae*	»	Gardner R. C., Keeling J., de Lange P. J., Wrigt S. D., Cameron E. K.
H. fusca Zotov	AY705902	»	»	»	Gardner R. C., Keeling J., de Lange P. J., Wrigt S. D., Cameron E. K.
Holcus lanatus L.	HLA96916 HLA96917	»	»	*Poeae*	Grebenstein B., Roeser M., Sauer W., Hemleben V.
Lagurus ovatus L.	LOV389165 LOV389166	»	»	»	Hemleben V.
Lamarckia aurea (L.) Moench	AF532935	»	*Poeae*	»	Catalan P., Torrecilla P., Rodriguez J. A., Olmstead R.

Leucopoa kingii (=*Festuca kingii*) (S. Watson) W. A. Weber	AF303410	»	»	»	Torrecilla P., Catalan P.
Lolium remotum Schrank	LRE240146	»	»	»	Charmet G., Ravel C., Balfourier F.
L. persicum Boiss. et Hohen	LPE240147	»	»	»	Charmet G., Ravel C., Balfourier F.
Melica imperfecta Trin.	MIEITSA	*Meliceae*	*Meliceae*	*Meliceae*	Hsiao C., Chatterton N. J., Asay K. H., Jensen K. B.
M. californica Schribn.	MIEITS	»	»	»	Hsiao C., Chatterton N. J., Asay K. H., Jensen K. B.
***Paracolpodium altaicum* (Trin.) Tzvel.**	**PARA**	»	»	»	**Rodionov A. V., Kim E. S., Machs E. M., Nosov N. N., Punina E. O.**
Parapholis incurva (L.) C. E. Hubb.	AF532942	»	»	»	Catalan P., Torrecilla P., Rodriguez J. A. L., Olmstead R. G.
Phalaris aquativa L.	PABITS	*Phleeae*	*Aveneae*	*Poeae*	Hsiao C., Chatterton N. J., Asay K. H., Jensen K. B.
Phleum phleoides (L.) Karst.	AF498396	»	»	»	Subbotin S. A., Krall E. L., Riley I. T., Chizhov V. N., Staelens A., De Loose M., Moens M.
***Poa alpigena* (Blytt.) Lindm.**	**P_ALP**	***Poeae***	***Poeae***	»	**Nosov N. N., Kim E. S., Rodionov A. V.**
P. alpina var. *alpina*	AY237837	»	»	»	Brysting A. K., Fay M. F., Leitch I. J., Aiken S. G.
***P. angustifolia* L.**	**P_ANG**	»	»	»	**Nosov N. N., Kim E. S., Rodionov A. V.**
***P. compressa* L.**	**P_COM**	»	»	»	**Nosov N. N., Kim E. S., Rodionov A. V.**
P. flexuosa Sm.	AY237838	»	»	»	Brysting A. K., Fay M. F., Leitch I. J., Aiken S. G.
P. glauca Vahl	AY237839	»	»	»	Brysting A. K., Fay M. F., Leitch I. J., Aiken S. G.
P. hartzii subsp. *hartzii* Gand.	AY237841	»	»	»	Brysting A. K., Fay M. F., Leitch I. J., Aiken S. G.
***P. palustris* L.**	**P_PAL**	»	»	»	**Nosov N. N., Kim E. S., Rodionov A. V.**
***P. supina* Schrad.**	**P_SUP**	»	»	»	**Nosov N. N., Kim E. S., Rodionov A. V.**
***P. tanfiljewii* Roshev.**	**P_TAN**	»	»	»	**Nosov N. N., Kim E. S., Rodionov A. V.**
Puccinellia distans (Jacq.) Parl.	AF532934	»	»	»	Catalan P., Torrecilla P., Rodriguez J. A. L., Olmstead R. G.
Sclerochloa dura (L.) Beauv.	AF532933	»	»	»	Catalan P., Torrecilla P., Rodriguez J. A., Olmstead R. G.
Sphenopus divaricatus (Gouan) Reichenb.	AF532939	»	»	»	Catalan P., Torrecilla P., Rodriguez J. A. L., Olmstead R. G.
Trisetum spicatum (L.) K. Richt.	AY752486	»	*Aveneae*	»	Gardner P. C., Keeling J., de Lange P. J., Wright S. D., Cameron E. K.
T. turcicum Chrtek	TTU96900 TTU96903	»	»	»	Grebenstein B., Roeser M., Sauer W., Hemleben V.
Triticum monococcum L.	TMO301800	*Triticeae*	*Triticeae*	*Triticeae*	Rudnoy S., Lasztity D., Racz I., Bratek Z., Halasz K.
Zingeria biebersteiniana (Claus) P. Smirn.	ZBI428836	*Poeae*	*Aveneae*	*Aveneae*	Kotseruba V., Gernand D., Meister A., Houben A.
Z. trichopoda (Boiss.) P. Smirn.	ZTR428835	»	»	»	Kotseruba V., Gernand D., Meister A., Houben A.

Примечание. Виды, ITS-последовательности которых были секвенированы автором данной статьи, выделены жирным шрифтом (**bold**).

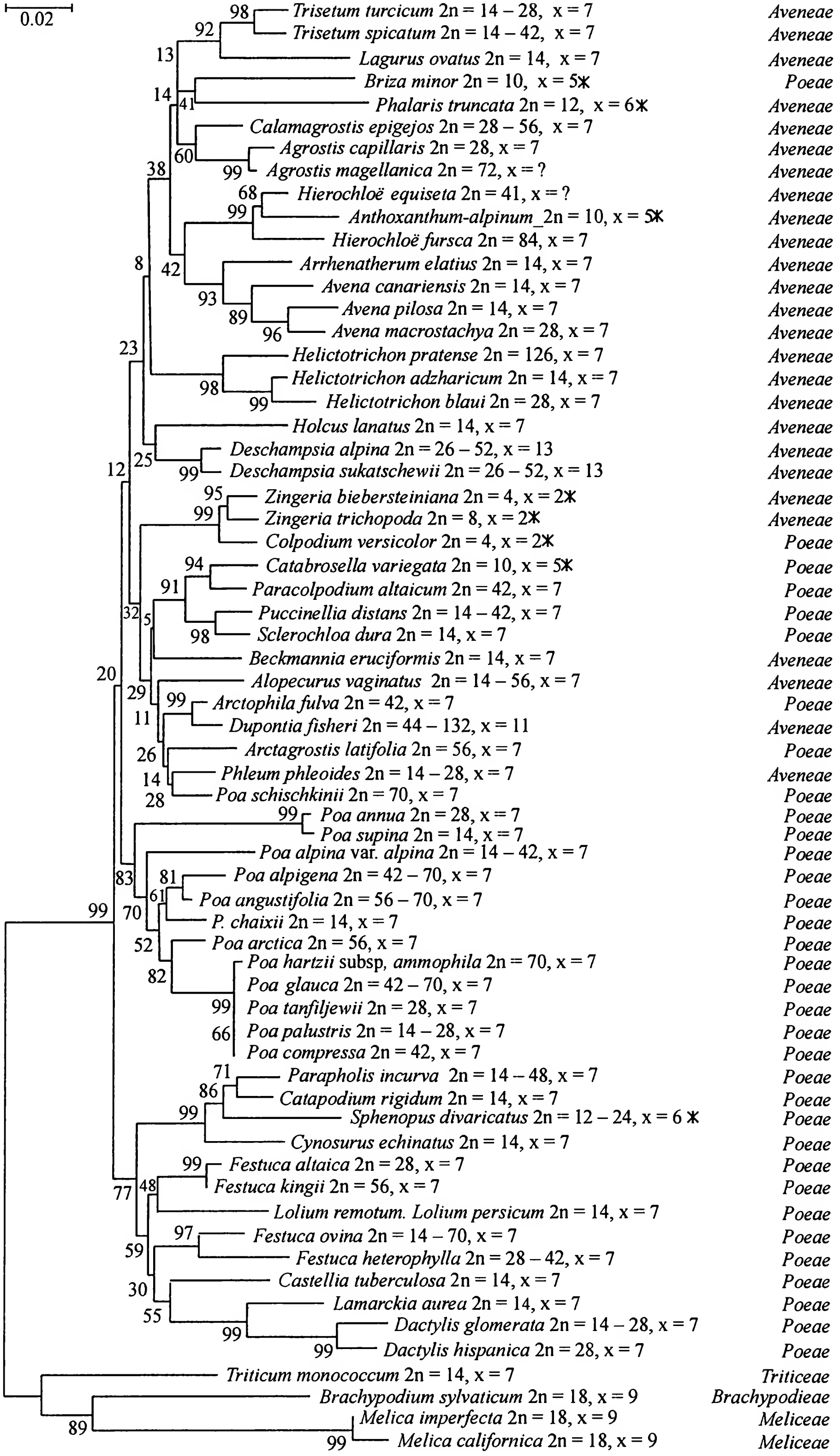
для функционирования рибосомы (Jobes, Thien, 1997; Goertzen et al., 2003), такие как входящие в состав петли А 5.8S-рРНК 5-нуклеотидный неспаренный мотив 5′-AAGAA-3′, 14-нуклеотидный мотив 5′-GAATTGCAGAATC-3′ и терминальный район 5.8S-рРНК, формирующий шпильку с 5′-терминальной последовательностью гена 26S-рРНК (Suh et al., 1992; Jobes, Thien, 1997; Goertzen et al., 2003; Родионов и др., 2005).

Секвенированные нами последовательности ITS1-5.8S rDNA-ITS2 *C. versicolor*, собранного в Теберде, были сопоставлены с позже секвенированными последовательностями того же вида, собранными в Армении и Грузии (Houben A. — www.ncbi.nlm.nih.gov/Genbank, локусы AJ867446 и AJ867445 соответственно). Сравнение показало, что, если исключить одну неоднозначно читаемую на наших хроматограммах позицию, последовательности длиной 594 п. н., включающие ITS и ген 5.8S рРНК, у растений из Теберды и Грузии идентичны и отличаются от последовательностей колподиума, собранного в Армении, тем, что в позиции 58 ITS1 у тебердинского колподиума и колподиума из Грузии, так же как у *Poa* и *Holcus*, стоит Т, в то время как образец из Армении несет в этой позиции А.

Среди взятых для анализа видов редукция числа хромосом от исходного n (x) = 7, предположительно характерного для общего предка Овсовых и Мятликовых, произошла у *Anthoxanthum alpinum* (2n = 10, x = 5), *Catabrosella variegata* (2n = 10, x = 5), *Zingeria biebersteiniana* (2n = 4, x = 2), *Z. trichopoda* (2n = 8, x = 2), *Colpodium versicolor* (2n = 4, x = 2), *Briza minor* (2n = 10, x = 5), *Phalaris truncata* (2n = 12, x = 6) (Baldini, 1990; Агапова и др., 1993). Для того чтобы определить филогенетические отношения между этими видами, мы на основании сравнительного анализа последовательностей ITS1-5.8S рДНК-ITS2 методами геносистематики рассчитали топологию деревьев, отражающих наиболее вероятные (на основании сравнения ITS) филогенетические гипотезы о родстве исследованных к настоящему времени видов из круга родства видов, у которых наблюдается редукция основного числа хромосом (см. рисунок). Так как уровень межвидовых p-расстояний при попарном сравнении секвенированных последовательностей варьировал от 0.00 до 0.13, а отношение числа транзиций/трансверсий $R < 5$, то в качестве меры межвидовых различий использовали оценки Jukes-Cantor (см. рисунок). Использование расстояний Kimura-2 и Tajima-Nei (см.: Ней, Кумар, 2004) давало деревья сходной топологии. Обращает на себя внимание, что в наиболее вероятных филогенетических деревьях, построенных методом «ближайшего соседа» и Фитча-Марголиаша (Ней, Кумар, 2004), две группы видов с редукцией основного числа хромосом — *Briza minor* (2n = 10, x = 5) и *Phalaris truncata* (2n = 12, x = 6), с одной стороны, и *Zingeria biebersteiniana* (2n = 4, x = 2), *Z. trichopoda* (2n = 8, x = 2), *Colpodium versicolor* (2n = 4, x = 2), с другой — располагаются на двух отдельных филогенетических ветвях (см. рисунок). Говорить о том, что редукция числа хромосом у *Briza minor* (2n = 10, x = 5) и *Phalaris truncata* (2n = 12, x = 6) монофилетична преждевременно — бутстрэп-индекс этой клады невысок (= 41). Требуется сравнительный анализ ITS-последовательностей других представителей этих родов, имеющих исходное для исследуемой группы основное число хромосом 7, таких как *Briza maxima* L., *B. marcowiczii* Woronow и *B. elatio*

Молекулярно-филогенетическое древо, построенное методом ближайшего соседа (Neighbor-Joining) на основании сравнительного анализа последовательностей ITS1 и ITS2 генов 45 S рРНК представителей *Aveneae* и *Poeae*.

Таксономическое положение вида (с точностью до трибы) указано по L. Watson, M. Dallwitz (2005). Цифры на схеме — бутстрэп-индексы. Ж отмечены виды с редуцированным основным числом хромосом (x).


0.02
98
Trisetum turcicum 2n = 14 – 28, x = 7 Aveneae
92
Trisetum spicatum 2n = 14 – 42, x = 7 Aveneae
13
Lagurus ovatus 2n = 14, x = 7 Aveneae
Briza minor 2n = 10, x = 5Ж Poeae
14
41
Phalaris truncata 2n = 12, x = 6Ж Aveneae
Calamagrostis epigejos 2n = 28 – 56, x = 7 Aveneae
Agrostis capillaris 2n = 28, x = 7 Aveneae
60
38
99
Agrostis magellanica 2n = 72, x = ? Aveneae
68
Hierochloë equiseta 2n = 41, x = ? Aveneae
99
Anthoxanthum-alpinum_2n = 10, x = 5Ж Aveneae
Hierochloë fursca 2n = 84, x = 7 Aveneae
8
42
Arrhenatherum elatius 2n = 14, x = 7 Aveneae
Avena canariensis 2n = 14, x = 7 Aveneae
93
Avena pilosa 2n = 14, x = 7 Aveneae
89
96
Avena macrostachya 2n = 28, x = 7 Aveneae
23
Helictotrichon pratense 2n = 126, x = 7 Aveneae
98
Helictotrichon adzharicum 2n = 14, x = 7 Aveneae
99
Helictotrichon blaui 2n = 28, x = 7 Aveneae
Holcus lanatus 2n = 14, x = 7 Aveneae
25
Deschampsia alpina 2n = 26 – 52, x = 13 Aveneae
12
99
Deschampsia sukatschewii 2n = 26 – 52, x = 13 Aveneae
95
Zingeria biebersteiniana 2n = 4, x = 2Ж Aveneae
99
Zingeria trichopoda 2n = 8, x = 2Ж Aveneae
Colpodium versicolor 2n = 4, x = 2Ж Poeae
94
Catabrosella variegata 2n = 10, x = 5Ж Poeae
91
Paracolpodium altaicum 2n = 42, x = 7 Poeae
32
5
Puccinellia distans 2n = 14 – 42, x = 7 Poeae
98
Sclerochloa dura 2n = 14, x = 7 Poeae
Beckmannia eruciformis 2n = 14, x = 7 Aveneae
20
Alopecurus vaginatus 2n = 14 – 56, x = 7 Aveneae
29
99
Arctophila fulva 2n = 42, x = 7 Poeae
11
Dupontia fisheri 2n = 44 – 132, x = 11 Aveneae
26
Arctagrostis latifolia 2n = 56, x = 7 Poeae
14
Phleum phleoides 2n = 14 – 28, x = 7 Aveneae
28
Poa schischkinii 2n = 70, x = 7 Poeae
99
Poa annua 2n = 28, x = 7 Poeae
Poa supina 2n = 14, x = 7 Poeae
Poa alpina var. alpina 2n = 14 – 42, x = 7 Poeae
83
81
Poa alpigena 2n = 42 – 70, x = 7 Poeae
61
Poa angustifolia 2n = 56 – 70, x = 7 Poeae
99
70
P. chaixii 2n = 14, x = 7 Poeae
52
Poa arctica 2n = 56, x = 7 Poeae
Poa hartzii subsp, ammophila 2n = 70, x = 7 Poeae
82
Poa glauca 2n = 42 – 70, x = 7 Poeae
99
Poa tanfiljewii 2n = 28, x = 7 Poeae
66
Poa palustris 2n = 14 – 28, x = 7 Poeae
Poa compressa 2n = 42, x = 7 Poeae
71
Parapholis incurva 2n = 14 – 48, x = 7 Poeae
86
Catapodium rigidum 2n = 14, x = 7 Poeae
99
Sphenopus divaricatus 2n = 12 – 24, x = 6 Ж Poeae
Cynosurus echinatus 2n = 14, x = 7 Poeae
99
Festuca altaica 2n = 28, x = 7 Poeae
77
48
Festuca kingii 2n = 56, x = 7 Poeae
Lolium remotum. Lolium persicum 2n = 14, x = 7 Poeae
97
Festuca ovina 2n = 14 – 70, x = 7 Poeae
59
Festuca heterophylla 2n = 28 – 42, x = 7 Poeae
30
Castellia tuberculosa 2n = 14, x = 7 Poeae
55
Lamarckia aurea 2n = 14, x = 7 Poeae
99
Dactylis glomerata 2n = 14 – 28, x = 7 Poeae
99
Dactylis hispanica 2n = 28, x = 7 Poeae
Triticum monococcum 2n = 14, x = 7 Triticeae
Brachypodium sylvaticum 2n = 18, x = 9 Brachypodieae
89
Melica imperfecta 2n = 18, x = 9 Meliceae
99
Melica californica 2n = 18, x = 9 Meliceae

Sibth et Smith с 2n = 14 (Цвелёв, 1976б; Агапова и др., 1993), с одной стороны, и *Phalaris minor* Retz (2n = 28) и *P. paradoxa* L. (2n = 14) (Агапова и др., 1993), с другой.

Особый интерес вызывает продемонстрированное нами монофилетическое происхождение двухромосомных злаков *Zingeria biebersteiniana* и *Colpodium versicolor*, традиционно относимых к разным, хотя и близким трибам (Цвелёв, 1976б; Macfarlaine, 1986; Watson, Dallwitz, 2005).

Colpodium versicolor — многолетний злак альпийского и субнивального поясов гор Кавказа, который принято относить к трибе *Poeae* (Цвелёв, 1976б; Macfarlaine, 1986; Watson, Dallwitz, 2005). Необычно низкое число хромосом 2x = 2n = 4 у колподиума разноцветного впервые было установлено А. П. Соколовской и Н. С. Пробатовой (1977). В ранее опубликованной работе указано 2n = 14 (Тумаджанов, Беридзе, 1968), что, вероятно, связано с неверным определением видовой принадлежности образца, исследованного этими авторами.

Второй вид с кариотипом 2n = 2x = 4 — *Zingeria biebersteiniana* (триба *Aveneae* — Цвелёв, 1976б; Macfarlaine, 1986; Watson, Dallwitz, 1995). Это однолетний злак, эндемик заливных лугов низовий р. Волги. Подтвержденное нами число хромосом 2n = 2x = 4 (Родионов и др., 2006) впервые было определено Н. Н. Цвелёвым и П. Г. Жуковой (1974). В ранних публикациях назывались другие числа хромосом — 2n = 2x = 14 (Соколовская, 1937) и 2n = 2x = 8 (Björkman, 1956), однако это, несомнено, ошибочные определения. У *Z. trichopoda* — эндемика Кавказа — выявлены расы с 2n = 4 (Соколовская, Пробатова, 1979) и 2n = 8 (Соколовская, Пробатова, 1979; Давлианидзе, 1985; Kotseruba et al., 2003; Назарова, Гукасян, 2004; Родионов и др., 2006). У секвенированного образца *Z. trichopoda* 2n = 8 (Kotseruba et al., 2003). Третий вид рода — *Z. kochii* — имеет 2n = 12 (Цвелёв, Болховских, 1965). С помощью метода GISH показано, что *Z. trichopoda* является аллотетраплоидом с участием предка, близкого *Z. biebersteiniana* (Kotseruba et al., 2003). Предполагается, что тетра- и гексаплоидные виды *Zingeria* могли возникнуть в результате гибридизации между диплоидной цингерией и близкородственными видами рода *Milium* (Цвелёв, Болховских, 1965; Цвелёв, Жукова, 1974) или *Colpodium* (Цвелёв, Болховских, 1965; Kotseruba et al., 2003).

То, что ITS-последовательности *Zingeria* и *Colpodium* близки друг другу (различия при попарном сравнении (p-distance) — 4 %), подтверждает гипотезу, впервые высказанную Н. Н. Цвелёвым и З. В. Болховских (1965), что эти виды родственны и что двухромосомная композиция генома цингерии и колподиума возникла относительно недавно.

Среди представителей других родов филогенетически наиболее близкими к *Zingeria* и *Colpodium* могли бы быть злаки, которые ранее на основании морфологических признаков (сходство чешуй колосков, широкоперепончатых по краю, и полное отсутствие шипиковидных трихом) включались в род *Colpodium*, но после ревизии этого рода Н. Н. Цвелёвым были выделены в отдельные независимые рода *Colpodium* sensu stricto, *Hyalopoa* Tzvel., *Paracolpodium* Tzvel. и *Catabrosella* Tzvel. (Цвелёв, Болховских, 1965; Цвелёв, 1966). Одной из основных причин выделения этих таксонов из рода *Colpodium* было то, что все они имеют иные основные хромосомные числа, чем колподиум.[2] При этом Н. Н. Цвелёв обратил внимание на то, что

---

[2] Для *Paracolpodium altaicum* (=*Colpodium altaicum* Trin., *Catabrosa altaica* (Trin.) Boiss.) 2n = 42 (Агапова и др., 1993); для *P. colchicum* (Albov) Tzvel. (=*Catabrosa colchica* Albov, *Catabrosa caucasica* Albov, *Colpodium colchicum* (Albov) Woronow, *Colpodium caucasicum* (Albov) Woronow) — 2n = 28 (Цвелёв, 1976б; Агапова и др., 1993), для *Hyalopoa pontica* (Bal.) Tzvel (=*Catabrosa pontica* Bal., *Poa capillipes* Somm. et Levier, *Colpodium ponticum* (Bal.) Woronow) — 2n = 28 (Агапова и др., 1993); *Cat-*

C. versicolor близок к *Zingeria*, в то время как другие группы видов рода *Colpodium* sensu lato, выделенные первоначально в подроды *Hyalopoa* Tzvel., *Paracolpodium* Tzvel., *Catabrosella* Tzvel., а затем получившие статус родов (Цвелёв, Болховских, 1965; Цвелёв, 1986), судя по морфологии и кариологическим данным, в той или иной степени ближе к *Poa* L., *Arctophila* (Rupr.) Anderss., *Puccinellia* Parl., *Catabrosa* Beauv., *Phippsia* R. Br., *Arctagrostis* Griseb., *Dupontia* R. Br. и *Arctopoa* (Rupr.) Probat. (Цвелёв, Болховских, 1965; Цвелёв, 1986; Соколовская, Пробатова, 1977).

Это обстоятельство заставило нас исследовать, являются ли *Catabrosella*, *Paracolpodium*, *Puccinellia*, *Poa*, *Arctopoa*, *Dupontia*, *Arctophila* филогенетически близкими родами к *Colpodium* и *Zingeria* и имели ли они с последними общего предка, давшего сестринские группы, у основателя одной из которых произошла радикальная редукция основного числа хромосом до $x = 2$. Особенно интересно было исследовать генетическую дистанцию между *Colpodium versicolor* и *Catabrosella variegata*: у последнего вида, как показано нами и другими исследователями, исходное для *Poeae* основное число хромосом $x = 7$ также редуцировано, хотя и не так значительно, как у колподиума — до $2n = 10$; $x = 5$.

Сравнение секвенированных нами ITS-последовательностей показало, что *Catabrosella variegata* близка к *Paracolpodium altaicum* ($2n = 42$, $x = 7$). Оба этих вида, судя по ITS, с высокой вероятностью (bootstrap-индекс 91) близки *Puccinellia distans* ($2n = 14, 28, 42$, $x = 7$) и *Sclerochloa dura* ($2n = 14$, $x = 7$), но эти четыре вида относительно далеко отстоят от *Colpodium* и *Zingeria*, что не доказывает, но делает более вероятным представление о независимой редукции хромосом у *Colpodium-Zingeria* и *Catabrosella*.

Представители других 5 вышеперечисленных родов (*Arctophila*, *Arctopoa* — в лице *Poa schischkinii*, *Dupontia*, *Arctagrostis*) — возможно, формируют отдельную кладу — анализ ITS, секвенированных к настоящему времени, не дает определенного ответа — бутстрэп-индексы этой клады очень низкие, реальность ее статистически пока не подтверждена (см. рисунок), требуется специальное их исследование.

Отношения *Zingeria* и *Colpodium* с родом *Poa* также требуют дальнейшего исследования. Среди изученных представителей мятликов особняком стоит *Poa schischkinii*, выделенный ранее Н. С. Пробатовой (1974) в особый род *Arctopoa* (Griseb.) Probat. Остальные исследованные нами представители рода *Poa* определенно делились на две ветви — sect. *Ochlopoa* (*P. annua* и *P. supina*) и группу секций *Stenopoa* (*P. glauca*, *P. tanfiljewii*, *P. palustris*, *P. compressa*), *Abbreviatae* (*P. hartzii*) и *Poa* (*P. alpina*, *P. angustifolia*, *P. arctica*).

Возможный механизм уменьшения числа хромосом от первоначального $x = 7$ до $x = 6, 5, 2$ у вышеперечисленных низкохромосомных *Poeae* и *Aveneae* — межхромосомные робертсоновские и тандемные транслокации. То, что этот механизм работал в ходе дивергенции видов *Poaceae*, в общем, подтверждается результатами сравнительного картирования геномов злаков (Gale, Devos, 1998). Однако эти же данные говорят, что межхромосомные перестройки в филогенетической истории злаков — редкость. Например, филогенетические ветви, давшие род *Oryza* (триба *Oryzeae*) и род *Alopecurus* (триба *Phleeae*), разошлись, как полагают, около 50 млн лет назад, однако эти роды различаются лишь 4 крупными межхромосомными перестройками (Devos et al., 1998), в то время как внутрихромосомные пере-

---

abrosella fibrosa (Trautv.) Tzvel. (=*Colpodium fibrosum* Trautv., *Poa catabrosoides* C. Koch) — $2n = 18$ (Агапова и др., 1993); *Catabrosella humilis* (Bieb) Tzvel. (=*Colpodium ornatum* Nevski, *Colpodium calverii* Boiss. — $2n = 10$ (Агапова и др., 1993); *Catabrosella variegata* (Boiss.) Tzvel. (=*Catabrosa variegata* Boiss., *Colpodium variegatum* (Boiss.) Griseb.) — $2n = 10$ (Соколовская, Пробатова, 1977).

стройки, меняющие взаиморасположение генов в пределах одной и той же хромосомы, у злаков за последние 50—70 млн лет происходили часто, в 20 раз чаще, чем за то же время у млекопитающих (Kellog, Bennetzen, 2004).

Филогенетическое древо, построенное на основе сравнительного анализа ITS-последовательностей *Aveneae* и *Poeae* (см. рисунок), очередной раз показывает близость и частичное перекрывание *Phleeae*, *Phalarideae*, *Aveneae* и *Poeae* — триб, по выражению Н. Н. Цвелёва (1968), настолько близких, что их самостоятельность в некоторых из предложенных систем злаков сохранялась, главным образом, следуя традиции. Напротив, подтверждено отличие *Meliceae* от *Poeae* (Цвелёв, 1968), с которыми их раньше сближали (Baum, 1986).

Представляет интерес также продемонстрированная нами высоковероятная монофилия Пахучеколосниковых (подтриба *Anthoxanthinae* Miq.). Сходство ITS-последовательностей *Anthoxanthum alpinum* и новозеландских *Hierochloë* (ни один евразийский вид *Hierochloë* до сих пор не секвенирован) подтверждают представления о близости этих родов, нашедшие свое крайнее выражение в предложении объединить *Anthoxanthum* и *Hierochloë* в один род (Schouten, Veldkamp, 1985). При этом *Phalaris truncata* Guss. ex Bertol., представитель рода, иногда объединяемого с *Anthoxanthinae* в трибу Канареечниковых (*Phalarideae*), судя по ITS-последовательностям, отстоит от Пахучеколосниковых довольно далеко. Отметим также сходство ITS диплоидного генома *Helictotrichon adzharicum* (2n = 14) с ITS тетраплоидного вида *H. blaui* и высокополиплоидного западноевропейского *H. pratense* (2n = 128 — Röser, 1998): по крайней мере один из геномов (субгеномов) двух последних полиплоидных видов родственен ядерному геному диплоидного *H. adzharicum*. Это согласуется с представлением, согласно которому все три вида относят к одному подроду *Pratavenastrum* (Vierh.) Holub (Цвелёв, 1967б).

Благодарности

Авторы благодарны Н. Н. Цвелёву за неоценимые консультации и помощь в определении гербарных образцов, Д. Салпагарову, А. Шмакову, А. фон Боку, В. Н. Храмцову, З. и С. Соловецким, Г. Ю. Конечной, С. В. Бондаренко, Ю. М. Пунину, С. А. Дьяченко за поддержку и помощь в полевых работах.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 03-04-49477, 04-04-63128, 03-04-63142, 02-04-63118) и программы «Динамика генофондов».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авдулов Н. П. Карио-систематическое исследование семейства злаков. Л., 1931. 428 с.

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Moraceae—Zygophyllaceae*. СПб., 1993. 403 с.

Болховских З. В., Гриф В. Г., Захарьева О. И., Матвеева Т. С. Хромосомные числа цветковых растений. Л., 1969. 928 с.

Горлов И. П., Гусаченко А. М., Высоцкая Л. В. Цитогенетический анализ рекомбинационных взаимодействий // Генетика. 1993. Т. 29. № 2. С. 288—295.

Давлианидзе М. Т. Числа хромосом представителей семейств *Asteraceae*, *Boraginaceae*, *Brassicaceae*, *Liliaceae*, *Fabaceae*, *Paeonaceae*, *Poaceae*, *Primulaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae* флоры Грузинской ССР // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 5. С. 698—700.

Делоне Л. Н. Сравнительно-кариологическое исследование нескольких видов *Muscari* Mill. // Зап. Киевск. об-ва естествоисп. 1915. Т. 25. С. 33—61.

Левитский Г. А. Карио- и генотипические изменения в процессе эволюции // Тр. прикл. ботаники, генетики и селекции. 1925. Т. 15. № 5. С. 3—28.

Левитский Г. А. Морфология хромосом // Тр. прикл. ботаники, генетики и селекции. 1931. Т. 27. С. 19—174.

Левитский Г. А. Цитологические основы эволюции // Природа. 1939. № 5. С. 33—44.

Навашин М. С. Кариотипическая изменчивость и ее значение // Усп. совр. биол. 1934. Т. 3. № 1. С. 3—26.

Навашин С. Г. Об индивидуальных и видовых отличиях хромосом // Протоколы засед. Киевск. об-ва естествоисп. 1911. 19 II 1911. С. 25—27.

Назарова Э. А., Гукасян А. Г. Числа хромосом цветковых растений флоры Армении. Ереван, 2004. 171 с.

Ней М., Кумар С. Молекулярная эволюция и филогенетика. Киев, 2004. 406 с.

Пробатова Н. С. О новом роде *Arctopoa* (Griseb.) Probat. (*Poaceae*) // Новости систематики высших растений. 1974. Вып. 11. С. 44—55.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Хромосомные числа и таксономия некоторых злаков Кавказа // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 8. С. 1121—1131.

Родионов А. В., Тюпа Н. Б., Ким Е. С. и др. Геномная конституция автотетраплоидного овса *Avena macrostachya*, выявленная путем сравнительного анализа последовательностей ITS1 и ITS 2: к вопросу об эволюции кариотипов овсов и овсюгов на ранних этапах дивергенции видов рода *Avena* // Генетика. 2005. Т. 41. № 5. С. 646—656.

Родионов А. В., Пунина Е. О., Доброрадова М. А., Тюпа Н. Б., Носов Н. Н. Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*): *Aveneae*, *Poeae*, *Phalarideae*, *Phleeae*, *Bromeae*, *Triticeae* // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 4. С. 615—627.

Розанова М. А. Основа генетической систематики // Усп. совр. биол. 1933. Т. 2. № 4—5. С. 135—146.

Соколовская А. П. Кариогеографическое исследование рода *Agrostis* L. // Бот. журн. 1937. Т. 22. № 5. С. 457—480.

Соколовская А. П. Кариологическая характеристика флоры Ленинградской области // Вестн. Ленинградского ун-та. 1972. Т. 21. Вып. 2. С. 56—63.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. О наименьшем числе хромосом (2n = 4) у *Colpodium versicolor* (Stev.) Woronow (*Poaceae*) // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 2. С. 241—245.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*) флоры СССР // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 9. С. 1245—1258.

Соколовская А. П., Стрелкова О. С. Явление полиплоидии в высокогорьях Памира и Алтая // Докл. АН СССР. 1938. Т. 21. № 1—2. С. 68—71.

Соколовская А. П., Стрелкова О. С. Кариологическое исследование высокогорной флоры Главного Кавказского хребта и проблема географического распределения полиплоидов // Докл. АН СССР. 1940. Т. 29. № 5—6. С. 413—416.

Соколовская А. П., Стрелкова О. С. Географическое распределение полиплоидов: Исследование флоры альпийской области Центрального Кавказского хребта // Учен. зап. Пед. ин-та им. А. И. Герцена. 1948. № 66. С. 195—216.

Стегний В. Н. Системная реорганизация генома при видообразовании // Эволюционная биология. Матер. конф. «Проблема вида и видообразования». Томск, 2001. Т. 1. С. 128—137.

Тумаджанов И. И., Беридзе Р. К. К кариогеографическому изучению представителей верхнеальпийской аднивальной флоры Большого Кавказа // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 1. С. 58—68.

Тюпа Н. Б., Пунина Е. О., Родионов А. В. и др. Исследование хромосомных комплексов дикорастущих представителей *Aveneae* с помощью нуклеотид-специфичных флуорохромов и С-бэндинга // Цитология. 2002. Т. 44. № 9. С. 911—912.

Цвелёв Н. Н. Заметки о злаках флоры СССР, 4 // Новости систематики высших растений. М.; Л., 1966. С. 15—33.

Цвелёв Н. Н. Система злаков (*Poaceae*) флоры СССР // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 3. С. 301—312.

Цвелёв Н. Н. Некоторые вопросы эволюции злаков (*Poaceae*) // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 3. С. 361—373.

Цвелёв Н. Н. О значении гибридизационных процессов в эволюции злаков (*Poaceae*) // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972. С. 5—16.

Цвелёв Н. Н. О возможности деспециализации путем гибридогенеза на примере эволюции трибы *Triticeae* семейства Злаков (*Poaceae*) // Журн. общ. биол. 1975. Т. 36. № 1. С. 90—99.

Цвелёв Н. Н. О происхождении арктических злаков (*Poaceae*) // Бот. журн. 1976а. Т. 61. № 10. С. 1354—1363.

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976б. 788 с.

Цвелёв Н. Н. Система злаков (*Poaceae*) и их эволюция // Комаровские чтения: 37. Л., 1987. С. 3—75.

Цвелёв Н. Н. О геномном критерии родов у высших растений // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 5. С. 669—675.

Цвелёв Н. Н., Болховских З. В. О роде Цингерия (*Zingeria* P. Smirn.) и близких к нему родах семейства злаков (*Gramineae*) (карио-систематическое исследование) // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 9. С. 1317—1320.

Цвелёв Н. Н., Жукова П. Г. О наименьшем основном числе хромосом в сем. *Poaceae* // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 2. С. 265—269.

Baldini R. M. Numeri cromosomici par la flora Italiana: 1231—1238 // Informabore Botanico Italiano. 1990. Vol. 22. P. 227—236.

Baldini R. M. Numerical taxonomic analysis of the *Poaceae* // Soderstrom T. R., Hilu K. W., Campbell C. S., Barkworth M. E. (eds). Grass Systematics and Evolution. Washington, 1986. P. 334—342.

Björkman S. O. Zingeria biebersteiniana (Claus.) P. Smirn. — one more grass species with the chromosome number 2n = 8 // Svensk Bot. Tidskr. 1956. Vol. 50. P. 513—515.

Brysting A. K., Aiken S. G., Lefkovitch L. P., Boles R. L. Dupontia (*Poaceae*) in North America // Can. J. Bot. 2003. Vol. 81. P. 769—779.

Burt A., Bell G. Mammalian Chiasma frequencies: A critical test of two theories of recombination // Nature. 1987. Vol. 326. P. 803—805.

Catalan P., Torrecilla P., Lopez Rodriguez J. A., Olmstead R. G. Phylogeny of the festucoid grasses of subtribe *Loliinae* and allies (*Poeae*, *Pooideae*) inferred from ITS and *trn*L-F sequences // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2004. Vol. 31. P. 517—541.

de Wet J. M. J. Hybridization and polyploidy in the *Poaceae* // Soderstrom T. R., Hilu K. W., Campbell C. S., Barkworth M. E. (eds). Grass Systematics and Evolution. Washington, London, 1986. P. 188—194.

Devos K. M., Wang Z. M., Beales J. et al. Comparative genetic maps of foxtail millet (*Setaria italica*) and rice (*Oryza sativa*) // Theor. and Appl. Genet. 1998. Vol. 96. P. 63—68.

Doyle J. J., Doyle J. L. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue // Phytochem. Bull. 1987. Vol. 19. P. 11—15.

Feldman M., Levy A. A. Allopolyploidy — a shaping force in the evolution of wheat genomes // Cytogenet. Genome Res. 2005. Vol. 109. P. 250—258.

Felsenstein J. Configence limits on phylogenesis: An approach using the bootstrap // Evolution. 1985. Vol. 39. P. 783—791.

Flovik K. Cytological studies of Arctic grasses // Hereditas. 1938. Vol. 24. P. 265—376.

Gale M. D., Devos K. M. Plant comparative genetics after 10 years // Science. 1998. Vol. 282. P. 659—669.

Gardes M., Brunes T. D. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes — application to the identification of mycorrhizae and rusts // Mol. Ecol. 1993. Vol. 2. P. 130—138.

Gaut B. S. Evolutionary dynamics of grass genomes // New Phytologist. 2002. Vol. 154. P. 15—28.

Goertzen L. R., Cannone J. J., Gutell R. R., Jansen R. K. ITS secondary structure derived from comparative analysis: implications for sequence alignment and phylogeny of the *Asteraceae* // Molec. Phylogen. and Evol. 2003. Vol. 29. P. 216—234.

GPWG, 2001 — Grass Phylogeny Working Group. Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (*Poaceae*) // Ann. Missouri Bot. Garden. 2001. Vol. 88. P. 373—457.

Grebenstein B., Röser M., Sauer W., Hemleben V. Molecular phylogenetic relationships in *Aveneae* (*Poaceae*) species and other grasses as inferred from ITS1 and ITS2 rDNA sequences // Pl. Syst. Evol. 1998. Vol. 213. P. 233—250.

Gu Y. Q., Coleman-Derr D., Kong X., Anderson O. D. Rapid genome evolution revealed by comparative sequence analysis of orthologous regions from four *Triticeae* genomes // Pl. Physiol. 2004. Vol. 135. P. 459—470.

Hershkowitz M. A., Lewis L. A. Deep-level diagnostic value of the rDNA-ITS region // Mol. Biol. Evol. 1996. Vol. 13. P. 1276—1295.

Hilu K. W. Phylogenetics and chromosomal evolution in the *Poaceae* (grasses) // Australian J. Botany. 2004. Vol. 52. P. 13—22.

Hsiao C., Chatterton N. J., Asay K., Jensen K. B. Phylogenetic relationships of 10 grass species: An assessment of phylogenetic utility of the internal transcribed spacer region in nuclear ribosomal DNA in monocots // Genome. 1994. Vol. 37. P. 112—120.

Hsiao C., Chatterton N. J., Asay K., Jensen K. B. Molecular phylogeny of the *Pooideae* (*Poaceae*) based on nuclear rDNA (ITS) sequences // Theor. Appl. Genet. 1995. Vol. 90. P. 389—398.

Hunzikler J. H., Stebbins G. L. Chromosomal evolution in the *Gramineae* // Soberstrom T. R., Hilu K. W., Campbell C. S., Barkworth M. E. (eds). Grass Systematics and Evolution. Washington, London, 1986. P. 179—187.

Jobes D. V., Thien L. B. Conserved motif in the 5.8S ribosomal RNA (rRNA) gene is a useful diagnostic marker for plant internal transcribed spacer (ITS) sequences // Pl. Molec. Biol. Report. 1997. Vol. 15. P. 326—334.

Kellog E. A. Evolutionary history of the grasses // Pl. Physiol. 2001. Vol. 125. P. 1198—1205.

Kellog E. A., Bennetzen J. L. The evolution of nuclear genome structure in seed plants // Amer. J. Botany. 2004. Vol. 91. P. 1709—1725.

Kotseruba V., Gernand D., Meister A., Houben A. Uniparental loss of ribosomal DNA in the allotetraploid grass *Zingeria trichopoda* (2n = 8) // Génome. 2003. Vol. 46. P. 156—163.

Kumar S., Tamura K., Nei M. MEGA3: Integrated software for molecular evolutionary genetics analysis and sequence alignment // Briefings in Bioinformatics. 2004. Vol. 5. P. 150—163.

Löve A., Rithchie J. C. Chromosome numbers from central northern Canada // Can. J. Bot. 1966. Vol. 44. P. 429—439.

Macfarlaine T. D. Poaceae Subfamily *Pooideae* // Soderstrom T. R., Hilu K. W., Campbell C. S., Barkworth M. E. (eds). Grass Systematics and Evolution. Washington, 1986. P. 265—276.

Mullis K., Faloona F., Scharf S. et al. Specific enzymatic amplification of DNA in vitro: the polymerase chain reaction // Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 1986. N 51. Pt 1. P. 263—273.

Navashin M. S. Studies on polyploidy. I. Cytological investigations on triploidy in *Crepis* // Univ. California Publications. Agr. Sci. 1929. Vol. 2. N 14. P. 377—400.

Navashin M. S. The dislocation hypothesis of evolution of chromosome numbers // Zeitschr. Abstam. Vererbungslehre. 1932. Vol. 63. S. 224—231.

Nei M., Kumar S. Molecular Evolution and Phylogenetics. New York, 2000. 333 p.

Pardo-Manuel de Villena F., Sapienza C. Recombination is proportional to the number of chromosome arms in mammals // Mann. Genome. 2001. Vol. 12. P. 318—322.

Röser M. Character evolution of the genus *Helictotrichon* (*Poaceae*: *Aveneae*) reconsidered in view of recent results in Ibero-Mauritanian and Eurasian species // Flora. 1998. Vol. 193. P. 425—447.

Sanger F., Niclein S., Coulson A. R. DNA sequencing with chain-terminating inhibitors // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1977. Vol. 74. P. 5463—5467.

Schouten Y., Veldkamp J. A revision of *Anthoxanthum* including *Hierochloë* (*Cramineae*) in Malesia and Thialand // Blumea. 1985. Vol. 30. P. 319—351.

Soreng R. J., Terrell E. E. Phylogenetic structure in *Poaceae* subfamily *Pooideae* inferred from molecular and morphological characters: misclassifiction versus reticulation // Jacobs S. W. L., Everett J. (eds). Grasses: Systematics and Evolution. Melbourne, 2000. P. 61—74.

Suh Y., Thien L. B., Zimmer E. A. Nucleotide sequences of the internal transcribed spacers and 5.8S rRNA gene in *Canella winterana* (*Magnoliales*; *Canellaceae*) // Nucleic Acids Res. 1992. Vol. 20. P. 6101—6102.

Tzvelev N. N. The system of grasses (*Poaceae*) and their evolution // The Botanical Review. 1989. Vol. 55. P. 141—204.

Wang W., Lan H. Rapid and parallel chromosomal number reduction in muntjac deer inferred from mitochondrial DNA phylogeny // Mol. Biol. Evol. 2000. Vol. 17. P. 1326—1333.

Watson L., Dallwitz M. J. The Grass Genera of the World: Descriptions, Illustrations, Identification, and Information Retrieval; including Synonyms, Morphology, Anatomy, Physiology, Phytochemistry, Cytology, Classification, Pathogens, World and Local Distribution, and Rerefences. (1992 onwards). Version: 27th June 2005. http://delta-intkey.com.

White M. J. D. Principles of karyotype evolution in animals // Genetics Today. 1965. Vol. 2. P. 391—397.

White T. J., Bruns T., Lee S., Taylor J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics // Innis M. A., Gelfand D. H., Sninsky J. J., White T. J., eds. PCR Protocols: a Guide to Methods and Applications. San Diego, 1990. P. 315—322.

Winge O. The chromosomes, their numbers and general importance // Compt. Rend. Trav. Labor. Carlsberg. 1917. T. 13. N 2. P. 131—275.

SUMMARY

Variation in the basic chromosome number (x) is one of characteristic features of taxon divergence in some phylogenetic branches of *Pooideae*. Among the *Poeae* and *Aveneae*, characteristically having x = 7, there are genera which have reduced basic chromosome number, such as x = 6, 5, 4, 2. In particular, a remarkable low number of chromosomes, 2n = 4 found in *Zingeria biebersteiniana* (*Aveneae*) and *Colpodium versicolor* (*Poeae*). To study the origin of unusual two-chromosomes genome of *Colpodium* and *Zingeria* we have sequenced the internal transcribed spacers ITS1 and ITS2 as well as nuclear 5.8S rRNA genes of *Colpodium versicolor* and some other species of *Aveneae* and *Poeae*. The comparative analysis of ITS1 + ITS2 sequences showed a low genetic distance (p-distance) between *Colpodium versicolor* and *Zingeria biebiersteiniana* and revealed a strong support for the monophyly of these grasses genera. Our results suggest that the reduction of chromosome number took place in the chromosome complement of a common ancestor of *Colpodium* and *Zingeria*.

УДК 581.1

© О. А. Шерстнёва, Т. Г. Маслова, Н. С. Мамушина,
Е. В. Тютерева, Е. К. Зубкова

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ И СВЕТОЗАВИСИМЫЕ ПРЕВРАЩЕНИЯ КСАНТОФИЛЛОВ В ЛИСТЬЯХ ЭФЕМЕРОИДОВ НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА РАСТЕНИЙ

O. A. SHERSTNEVA, T. G. MASLOVA, N. S. MAMUSHINA, E. V. TJUTEREVA, E. K. ZUBKOVA. PHOTOSYNTHETIC APPARATUS AND LIGHT-DEPENDENT CONVERSIONS OF THE XANTHOPHYLLS IN THE LEAVES OF EPHEMEROIDS AT DIFFERENT STAGES OF THE PLANT ONTOGENESIS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812)234 45 12
E-mail: olgasherst@mail.ru
Поступила 05.06.2006

Проведены исследования по сопоставлению фотосинтетической активности (потенциальный фотосинтез) с динамикой содержания пигментов (общее количество, пулы светособирающего комплекса) (ССК) и фотосистем (ФС(I + II)) и некоторыми аспектами функционирования виолаксантинового цикла (ВЦ) (определение пула активного виолаксантина, особенности прохождения реакций цикла, применение ингибиторного торможения обратной реакции) на разных этапах онтогенеза *Ficaria verna* и *Scilla sibirica*. Показана возможная сопряженность сбалансированной работы ВЦ и величин фотосинтетической активности в ходе вегетации. На начальных этапах развития эфемероиды потенциально более обеспечены защитными механизмами на уровне пигментного комплекса: более высокая способность виолаксантина превращаться на свету в зеаксантин, больший пул пигментов ВЦ у *F. verna* и очень высокое содержание ксантофиллов на 100 молей хлорофилла (Хл) в ССК у *S. sibirica*. Однако оптимальные условия для работы ВЦ создаются в клетке листа исследованных эфемероидов только в фазу цветения, когда величины потенциальной интенсивности фотосинтеза (ПИФ) достигают максимальных значений.

Ключевые слова: эфемероиды, *Ficaria verna*, *Scilla sibirica*, виолаксантиновый цикл, гетерогенность виолаксантина, антераксантин, потенциальный фотосинтез, фотоингибирование.

Эфемероиды относятся к специфической экологической группе растений, осуществляющих короткую программу развития ранней весной при относительно низких температурах воздуха и почвы и высокой инсоляции. При подобном сочетании природных факторов возникает опасность фотодинамического разрушения фотосинтетического аппарата и клетки в целом. В этих условиях одним из основных защитных механизмов на уровне пигментной системы является виолаксантиновый цикл, в результате работы которого накапливается каротиноид зеаксантин.

Ранее нами было показано, что фотосинтетический аппарат листьев эфемероидов потенциально более обеспечен фотозащитными механизмами на уровне пигментной системы, чем листья летневегетирующих растений (Маслова и др., 2003). Так, в ССК пластид эфемероидов обнаружены высокие соотношения ксантофиллов и хлорофилла (50—60 молей на 100 молей хлорофилла по сравнению с 30—40 молями у летневегетирующих растений). Также существенно большей была и величина фонда активного виолаксантина — до 85 % от суммы ксантофиллов виолаксантинового цикла по сравнению с 60 % у летневегетирующих видов. Такие особенности пигментной системы эфемероидов обеспечивают осуществление высокой интенсивности фотосинтеза в условиях ранней весны: при низкой положительной температуре (5—10 °С) и полном солнечном освещении потенциальная интенсивность фотосинтеза у эфемероидов достигает тех же значений, что и у летневегетирующих видов при 20 °С.

Однако эти исследования проводились в фазу цветения растений, когда листья достигали зрелости и заканчивалось формирование фотосинтетического аппарата (Мамушина и др., 2002). Тогда как процессы его становления и деструкции в ходе онтогенеза листа в значительно большей степени подвержены действию неблагоприятных факторов среды.

В задачу настоящей работы входило сопоставление ПИФ с динамикой содержания пигментов (общее количество, пулы светособирающих комплексов и фотосистем) и некоторыми аспектами функционирования ВЦ (определение пула активного виолаксантина, степень прохождения реакций цикла, применение ингибиторного торможения обратной реакции) на разных этапах онтогенеза 2 видов эфемероидов. Сравнительный анализ полученных данных позволит выявить защитные механизмы на уровне пигментных систем, осуществляющих фотосинтез на различных этапах становления/деструкции фотосинтетического аппарата листьев эфемероидных растений.

Материалы и методика

Объектами исследования являлись два вида эфемероидных растений — *Ficaria verna* Huds. (*Ranunculaceae*, *Dicotyledones*) и *Scilla sibirica* Haw. (*Liliaceae*, *Monocotyledones*), произрастающие в парке Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (С.-Петербург). Эксперименты проводились в ходе онтогенеза растений на стадии начальной вегетации, бутонизации, цветения и плодоношения.

Степень прохождения реакций виолаксантинового цикла изучалась экспериментально в условиях, максимально приближенных по температурному (10—20 °С) и световому (60—70 клк) режиму к естественным. Опыты ставились по следующей схеме: сначала высечки из листьев затемнялись на 40 мин для выравнивания биологического материала, затем 20 мин освещались (прохождение прямой реакции цикла — дезэпоксидация виолаксантина) и вновь затемнялись на 50 мин (прохождение обратной реакции — эпоксидация зеаксантина).

Для торможения обратной реакции цикла применялся специфический ингибитор фермента эпоксидазы салицилальдоксим (СА) в концентрации 2.5 мМ. Хлорофиллы определялись спектрофотометрическим методом на «Specord UV VIS» в ацетоновой вытяжке по формулам Лихтенталера (Lichtenthaler, Wellburn, 1984). Каротиноиды разделялись с помощью тонкослойной хроматографии по методу Хагера в модификации Г. А. Корнюшенко в системе растворителей — бензин марки «Нефрас» : ацетон : хлороформ в соотношении 6 : 5 : 4 (Корнюшенко, Сапожников, 1969). Количественные определения проводились спектрофотометрически. Для выделения антераксантина лютеиновая фракция из *S. sibirica* рехроматографировалась на силикагелевых пластинах (Kieselgel 60, Merck, Германия) в системе растворителей — бензин марки «Нефрас» : ацетон : хлороформ в соотношении 5 : 5 : 4. Исследование доли активного фонда виолаксантина от суммарного пула ксантофиллов ВЦ проводилось с применением СА в концентрации 2.5 мМ. Для разделения изомеров виолаксантина фракция этого ксантофилла, не превратившаяся в зеаксантин при световом воздействии и при действии СА, исследовалась методом HPLC на 25-сантиметровой колонке С18 с обращенной фазой (температура измерения 25 °С; скорость тока 1 мл · $мин^{-1}$; мобильная фаза метанол : H_2O в соотношении 99.5 : 0.5; детектирование при 450 нм (SPD-M6A, Shimadzu)). Также рассчитывалось распределение пигментов по главным фотосинтетическим пулам — светособирающему комплексу и суммарному комплексу фотосистем (ФС(I + II)) (Maslova, Popova, 1993; Маслова и др., 2003). Расчет доли хлорофиллов в ССК от их суммы производился с учетом того, что, во-первых, весь хлорофилл *b* находится в ССК и, во-вторых, соотношение хлорофиллов *a*/*b* в ССК равно 1.2 (Lichtenthaler, 1987).

Одновременно на той же биологической пробе листьев проводились измерения потенциальной интенсивности фотосинтеза радиометрическим методом с использованием C^{14} (Вознесенский и др., 1965) при высокой концентрации CO_2 (1 %) и освещенности 70 клк.

Опыты проводились в трехкратной повторности в течение трех полевых сезонов 2004—2006 гг. в фазы начала вегетации (1/3 от площади зрелого листа), бутонизации, цветения и плодоношения. В таблице и на рисунках приведены средние арифметические величины биологических повторностей в разные сезоны и их средние квадратичные отклонения.

Результаты и обсуждение

В листьях *S. sibirica* от фазы всходов (середина апреля, кончик листа над почвенным покровом 2—3 см) вплоть до массового цветения (середина мая) происходило равномерное нарастание Хл *a* и *b* и соответственно их суммарного содержания — от 4.18 ± 0.15 до 10.47 ± 0.55 мг · $г^{-1}$ сух. массы. Соотношение Хл *a* и *b* и доли Хл (от общего) в ССК было довольно стабильным во все фазы развития растения. Сумма каротиноидов к фазе цветения увеличивалась — от 1.36 ± 0.12 до 1.84 ± 0.04 мг · $г^{-1}$ сух. массы, а к фазе массового плодоношения несколько снижалась. Изменения суммарного содержания каротиноидов происходили за счет синхронного изменения количества индивидуальных пигментов. Что касается распределения пигментов по пулам фотосистем и ССК, то прослеживалась следующая закономерность: на ранних этапах развития растения в ССК было больше ксантофиллов (см. таблицу), на более поздних стадиях их количество снижалось. Ранее было показано, что для однодольных эфемероидов на самом раннем этапе онтогенеза характерен усиленный синтез каротиноидов, которые сначала играют организующую роль в формировании гран, а затем выполняют защитную функцию фотосинтетического аппарата (Мамушина и др., 2002).

В ходе вегетационного цикла *F. verna* от фазы всходов (середина апреля, 1/3 от площади зрелого листа) до массового цветения (конец апреля—середина мая) также происходило некоторое возрастание суммарного содержания хлорофиллов — от 7.03 ± 0.012 до 10.21 ± 0.09 мг · $г^{-1}$ сух. массы. Однако в отличие от *S. sibirica* оно сопровождалось небольшим изменением соотношения Хл *a* и *b* и как следствие этого — изменением (уменьшением) доли Хл (от общего) в ССК — от 58 до 47 %. К фазе плодоношения (конец мая—начало июня) содержание Хл снижалось в среднем на 10—15 %. Сумма каротиноидов несколько уменьшалась к фазе цветения — от 1.80 ± 0.002 до 1.40 ± 0.01 мг · $г^{-1}$ сух. массы и оставалась постоянной до конца вегетации. Снижение суммарного содержания каротиноидов происходило в основном за счет уменьшения ксантофиллов — участников ВЦ, количество которых уменьшилось по мере роста на 35 % (рис. 1).

Распределение пигментов по пулам светособирающего комплекса (ССК)
и фотосистемам (ФС(I+II)) и потенциальная интенсивность фотосинтеза (ПИФ)
в разные фазы развития эфемероидных растений

Фаза развития	ССК			ФС(I+II)	ПИФ, мг $CO_2 \cdot г^{-1}$ сухой массы
	Хл, % от суммы ХЛ	ксантофиллы, моли на 100 молей Хл	В+З, моли на 100 молей Хл	β-каротин, моли на 100 молей Хл	
			Scilla sibirica		
Начало вегетации (14—17.04; +15 °C)	50	78 ± 3	20 ± 0.8	15 ± 0.80	25.0 ± 2.3
Бутонизация—начало цветения (26.04, 15.05)	49	59 ± 5	11 ± 0.18	15 ± 1.15	—
Массовое цветение (11—20.05; +15 °C)	56	32 ± 3.21	7 ± 0.08	14 ± 1.73	109.0 ± 9.0
Плодоношение (26.05—27.05; +18 °C)	57	30 ± 2.51	6 ± 1.05	13 ± 1.15	38.5 ± 4.0
			Ficaria verna		
Начало вегетации (14—15.04; +15 °C)	58	54 ± 4.51	18 ± 0.58	18 ± 1.15	19.6 ± 3.8
Начало цветения (24.04)	56	46 ± 3.21	12 ± 0.58	16 ± 1.73	—
Массовое цветение (11—12.05; +15 °C)	45	36 ± 5.51	10 ± 1	13 ± 1.15	84.1 ± 5.2
Плодоношение (26.05—06.06; +18 °C)	48	38 ± 3.2	11 ± 1.15	14 ± 1	28.2 ± 3.1

Примечание. В скобках приведены даты постановки экспериментов в разные сезоны и температура, при которой определялась ПИФ. «—» — определение показателя не проводилось. В — виолаксантин, З — зеаксантин.

В целом содержание хлорофиллов и каротиноидов в листьях *S. sibirica* и *F. verna*, а также распределение пигментов по пулам ССК и ФС(I + II) было типичным для группы эфемероидных растений (Маслова и др., 2003) и свидетельствовало о сформированности пигментной системы даже у листьев, достигающих 1/3 от максимального размера (фаза вегетации) (см. таблицу). Различия в формировании пигментного аппарата у этих растений в ходе вегетации, очевидно, определяются различными стратегиями роста листа однодольных и двудольных растений.

Что касается изменений в содержании виолаксантина и зеаксантина в ходе прямой и обратной реакций ВЦ, т. е. в опытах при освещении листьев и последующем затемнении, то имела место следующая картина. В листьях *F. verna* (рис. 1, *А*—*Г*) прямая реакция проходила во все фазы онтогенеза: на свету от 40 (фаза вегетации) до 50—60 % (остальные фазы) виолаксантина превращалось в зеаксантин. Обратная реакция ВЦ — превращение зеаксантина в виолаксантин — полностью (сбалансировано) осуществлялась только в фазу цветения. В более ранние сроки (начало вегетации), как и в более поздние (плодоношение), часть зеаксантина в темноте не превращалась в виолаксантин.

Для *S. sibirica* прохождение реакций ВЦ в разные фазы развития растения в целом имело сходный с *F. verna* характер (рис. 2, *А*—*Г*). Однако были обнаружены некоторые отличия. Так, на начальных этапах развития в исходных пробах содержалось небольшое количество зеаксантина. Прямая реакция ВЦ проходила на 35—40 %, тогда как обратная — только по виолаксантину и лишь на 10—15 % (рис. 2, *А*, *Б*). Как известно, взаимопревращения виолаксантина и зеаксантина в ходе ВЦ идут через промежуточный компонент — антераксантин. Обычно антерак-

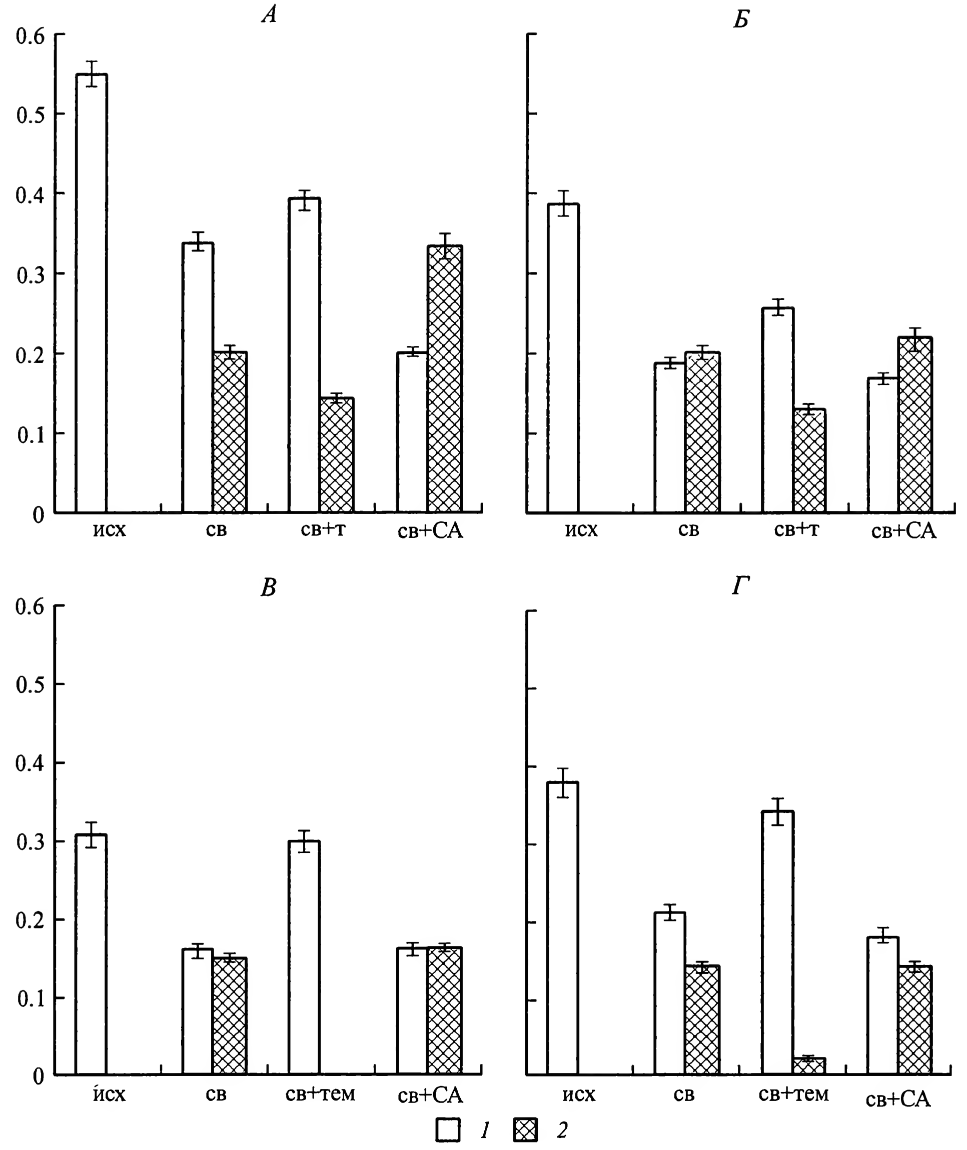


Рис. 1. Светозависимые изменения содержания ксантофиллов-участников ВЦ в листьях *Ficaria verna* на разных этапах развития растения.

А — начало вегетации, *Б* — начало цветения, *В* — массовое цветение, *Г* — плодоношение. *1* — виолаксантин, *2* — зеаксантин. По оси абсцисс — варианты экспериментальных воздействий: исх — исходное (темновое) содержание виолаксантина; св — освещение листьев 20 мин при 100 клк; св + т — последующее затемнение листьев в течение 50 мин; св + СА — освещение листьев 20 мин при 100 клк с добавлением салицилальдоксима. По оси ординат — содержание виолаксантина и зеаксантина, мг · г$^{-1}$ сух. массы.

сантина в пробах очень мало и изменения в его содержании не учитывались нами ранее при балансовых исследованиях реакций ВЦ. В случае с *S. sibirica* оказалось, что на ранних фазах развития растения небольшое количество антераксантина присутствовало даже в исходных вариантах, незначительно увеличивалось при освещении, а при последующем затемнении уменьшалось. Таким образом, обратная реакция ВЦ проходила только на стадии антераксантин → виолаксантин, тогда как

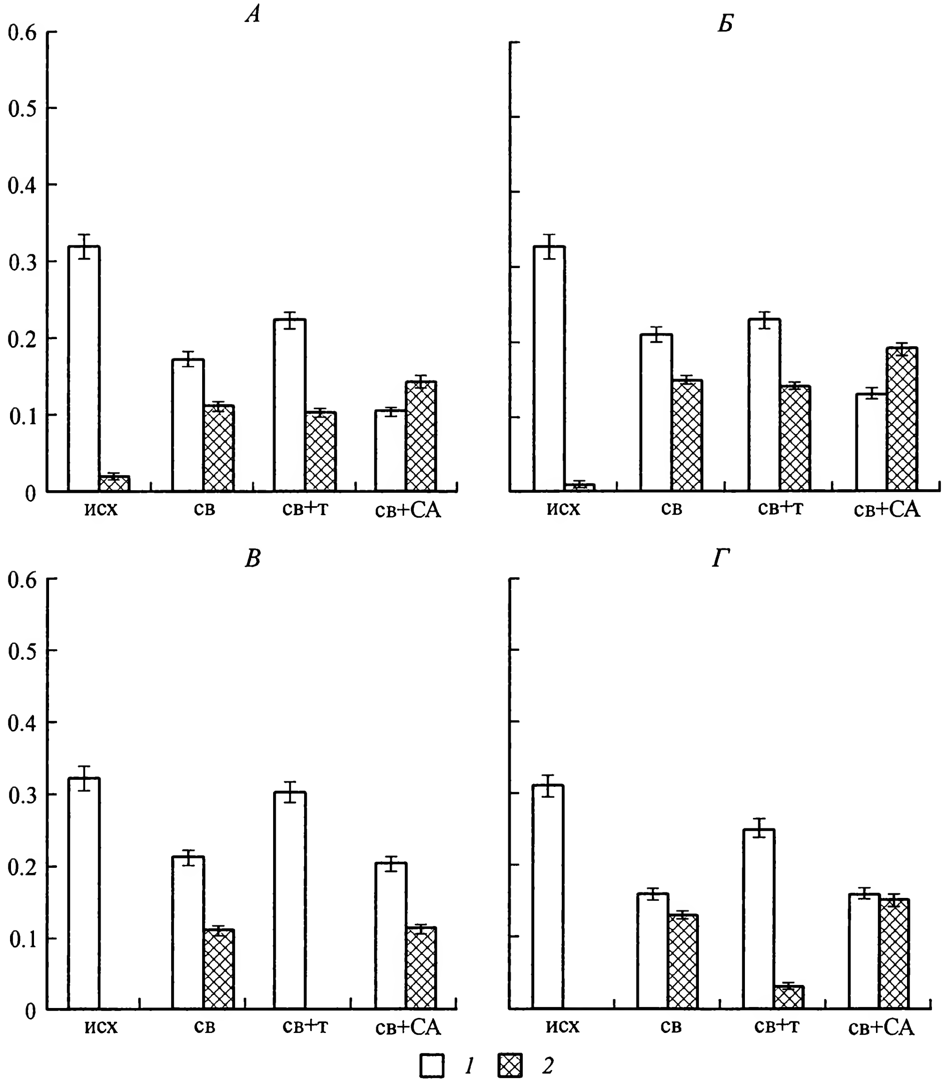


Рис. 2. Светозависимые изменения содержания ксантофиллов-участников ВЦ в листьях *Scilla sibirica* на разных этапах развития растения.

Обозначения — как на рис. 1.

ступень зеаксантин → антераксантин была по каким-то причинам заторможена. Неравномерное прохождение ступеней реакций ВЦ отмечалось ранее в литературе для некоторых представителей древних в эволюционном отношении видов зеленых водорослей (Frommolt et al., 2001).

На свету, как известно, идут одновременно обе реакции ВЦ, и от соотношения их скоростей зависит количество накопившегося зеаксантина. Используя ингибиторную технику, мы попытались определить потенциальную способность прямой реакции цикла. Для этого применялся ингибитор обратной реакции СА, связывающий эпоксидазу и не позволяющий проходить на свету обращению зеаксантина в виолаксантин. При действии СА на начальных фазах развития растений количество накопившегося на свету зеаксантина возрастало на 10—15 % в листьях *S. sibi-*

rica (рис. 2, *А*, *Б*) и на 40 % у *F. verna* (рис. 1, *А*). Таким образом, прямая реакция на этом этапе развития реализовывалась не полностью, причем для *F. verna* — на фоне значительно большего пула ксантофиллов ВЦ. Начиная с фазы цветения и до конца вегетации интенсивности прямой реакции без СА и с СА были примерно равны (рис. 1 и 2).

Таким образом, показано, что прямая реакция ВЦ не полностью реализуется только в начале вегетации в отличие от обратной, заторможенной как на ранних, так и на поздних этапах развития растения.

Известно, что даже при самых благоприятных условиях на свету в зеаксантин переходит не весь виолаксантин, т. е. исходный пул этого ксантофилла гетерогенен (Сапожников, Корнюшенко, 1969; Siefermann-Harms, 1984). Для количественной оценки «активного» виолаксантина применялся СА. Поскольку этот ингибитор блокирует образование виолаксантина из зеаксантина, его применение позволяет вычленить долю виолаксантина (от исходного содержания), способную вступать в светозависимые превращения. В начальную фазу вегетации на свету в зеаксантин превращалось 36 % исходного виолаксантина, тогда как при добавлении СА — 60 % (рис. 1, *А*). Поскольку считается, что для взаимодействия с деэпоксидазой — ферментом, осуществляющим светозависимую деэпоксидацию виолаксантина, доступна только его *транс*-конфигурация (Phillip et al., 1999; Milanowska et al., 2003), мы попытались исследовать качественный состав виолаксантина, не вступающего в светозависимые превращения.

HPLC-анализ «остаточного» виолаксантина позволил установить, что эта фракция состояла из 4 компонентов. Без СА примерно в равных количествах присутствовали *транс*- и две *цис*-конфигурации виолаксантина, а также минорный компонент. При добавлении СА 90—95 % фракции были представлены двумя изомерами виолаксантина, имеющими *цис*-пик в ультрафиолетовой части спектра. Два других изомера не были идентифицированы, так как находились в следовых количествах. Это означает, что на начальных этапах онтогенеза *F. verna* в светозависимые превращения по каким-то причинам вступает только часть «активного» виолаксантина.

Ранее было показано, что молекулы виолаксантина в составе ССК способствуют стабилизации состояния комплекса, направленного на светосбор, тогда как молекулы зеаксантина, встраиваясь в структуру ССК, изменяют его конформацию таким образом, что возможно более эффективное рассеивание поглощенной Хл избыточной световой энергии (Ruban et al., 1997; Havaux et al., 2000). В фазу вегетации пигментный аппарат *F. verna* обладает чертами «теневого» типа (большее содержание Хл *b* и соответственно большая доля Хл в ССК), т. е. в большей степени направлен на усиление светособирающей функции. Возможно, именно этим объясняется более высокое содержание виолаксантина в ССК.

Параллельно с определениями характеристик пигментного аппарата на той же биологической пробе листьев проводилось измерение потенциальной интенсивности фотосинтеза при температуре, соответствующей температуре среды обитания. В ходе короткой программы развития эфемероидов отмечалась следующая закономерность: величины ПИФ достигали максимальных значений в период цветения растений, когда листья *Ficaria verna* имели максимальный размер, а у *Scilla sibirica* находились на стадии интенсивного роста (около половины от максимальной длины). На стадии старения растений ПИФ снижалась почти в 3 раза, хотя температура воздуха была несколько выше (см. таблицу).

Как отмечалось ранее, низкие значения ПИФ на начальных этапах онтогенеза эфемероидов могут быть обусловлены меньшей активностью рибулозобисфосфат карбоксилазы/оксигеназы (РБФК/О) и ферментов цикла Кальвина, которые еще не закончили этап формирования активного комплекса (Мокроносов, 1981; Мамушина и др., 2002). Необходимо подчеркнуть, что детальное изучение в эту фазу вегетации пигментного комплекса хлоропластов показало, что он уже практически сформирован структурно и начинает осуществлять функцию защиты от угрозы фотоингибирования хлорофилл-белковые комплексы I и II фотосистем. Об этом свидетельствует более высокая способность виолаксантина превращаться на свету в зеаксантин, больший пул пигментов ВЦ у *F. verna* и очень высокое содержание ксантофиллов на 100 молей Хл в ССК у *S. sibirica* (см. таблицу).

Таким образом, в начале вегетации в клетках мезофилла листа эфемероидов формирование пигментного комплекса и его «средств защиты» от разрушения в условиях высокой инсоляции и относительно низкой температуры опережает создание стабильного комплекса ферментов темновой стадии фотосинтеза, осуществляющей карбоксилирование CO_2.

Наиболее благоприятные условия для оптимальной работы ВЦ (сбалансированное протекание прямой и обратной реакций) создаются в фазу цветения. Эти данные хорошо согласуются с вегетационным ходом потенциального фотосинтеза листьев, также достигающего максимальных значений в этот период. Процесс старения листа в клетках мезофилла начинается в хлоропластах с нарушения синтеза малых субъединиц фермента РБФК/О (Мамушина и др., 2002), что и приводит к снижению потенциального фотосинтеза, а распад мембран и хлорофилл-белковых комплексов происходит несколько позднее, о чем свидетельствуют и данные о состоянии пигментного комплекса, полученные на эфемероидах на стадии плодоношения.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-49618-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л., 1965. 305 с.

Корнюшенко Г. А., Сапожников Д. И. Тонкослойная хроматография каротиноидов зеленого листа // Тр. ВИР. Л., 1969. Т. 40. С. 181—192.

Мамушина Н. С., Вознесенская Е. В., Зубкова Е. К. и др. Структурно-функциональные изменения клеток мезофилла в процессе роста листа у двух видов ранневесенних эфемероидов // Физиология растений. 2002. Т. 49. № 2. С. 194—202.

Маслова Т. Г., Мамушина Н. С., Зубкова Е. К., Войцеховская О. В. Особенности пигментного аппарата пластид и фотосинтеза в листьях эффемероидов и летневегетирующих растений в связи с проблемой фотоингибирования // Физиология растений. 2003. Т. 50. № 1. С. 59—64.

Мокроносов А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М., 1981. 196 с.

Сапожников Д. И., Конюшенко Г. А. О гетерогенности виолаксантина в листьях гороха // Физиология растений. 1969. Т. 16. С. 1038—1041.

Frommolt R., Goss R., Wilhelm C. The de-epoxidase and epoxidase reactions of *Mantoniella squamata* (*Prasinophyceae*) exhibit different substrate-specific reaction kinetics compared to spinach // Planta. 2001. Vol. 213. P. 446—456.

Havaux M., Ponfils J.-P., Lutz C., Niygoi K. K. Photodamage of the photosynthetic apparatus and its dependence on the leaf developmental stage in the npq1 *Arabidopsis* mutant deficient in the xanthophyll cycle enzyme biolaxanthin de-epoxidase // Plant Physiology. 2000. Vol. 124. P. 273—284.

Lichtenthaler H. K., Wellburn A. R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents // Bioch. Sos. Trans. 1984. Vol. 11. P. 591.

Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids — pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in enzymology. New York. 1987. Vol. 148. P. 350—382.

Maslova T. G., Popova I. A. Adaptive properties of plant pigment systems // Photosynthetica. 1993. Vol. 29. N 2. P. 195—203.

Milanowska J., Polit A., Wasylewski Z., Gruszecki W. Interaction of isomeric forms of xanthophyll pigment zeaxanthin with dipalmitoylphosphatidylcholine studied in monomolecular layers // J. Photochem. Photobiol. B: Biol. 2003. Vol. 72. P. 1—9.

Phillip D., Molnar P., Toht G., Youngg A. J. Light-induced formation of 13-cis violaxanthin in leaves of *Hordeum vulgare* // J. Photochem. Photobiol. B: Biol. 1999. Vol. 49. P. 89—95.

Ruban A. V., Phillip D., Young A. J., Horton P. Carotenoid-dependent oligomerizationof the major chlorophyll *a/b* light harvesting complex of photosystem II of plants // Biochemistry. 1997. Vol. 36. P. 7855—7859.

Siefermann-Harms D. Evidence for a heterogeneous organization of violaxanthinin thylacoid membranes // J. Photochem. Photobiol. 1984. Vol. 40. P. 507—512.

SUMMARY

The potential photosynthesis, dynamics of pigment content and function of violaxanthin cycle (VC) were investigated and compared during the ontogenesis of two species of ephemeroids. For the first time the coupling and balanced functions of violaxanthin cycle and photosynthetic activity of leaves during the vegetation of *Ficaria verna* and *Scilla sibirica* were demonstrated. The ephemeroids on initial stage of the ontogenesis were shown to have more protection mechanisms at a level of the pigment complex (very high content of xanthophylls per 100 mol Chl in LHCII and large pool of the VC pigments). However, it is necessary to emphasize that the optimum conditions for functioning of the violaxanthin cycle were in the stage of flowering only, when the values of potential photosynthesis reached maximum.

СООБЩЕНИЯ

УДК 631.466.3 : 581.526.426.2 (1–924.82/.84)

© И. В. Новаковская, Е. Н. Патова

СООБЩЕСТВА ПОЧВЕННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ ЮЖНОЙ И СРЕДНЕЙ ТАЙГИ

I. V. NOVAKOVSKAYA, E. N. PATOVA. SOIL ALGAE COMMUNITIES OF SPRUCE FORESTS OF SOUTHERN AND MIDDLE TAIGA

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167982 Сыктывкар, Коммунистическая, 28
Факс (8212)24-01-63
E-mail: novakovskaya@ib.komisc.ru
E-mail: patova@ib.komisc.ru
Поступила 19.10.2005
Окончательный вариант получен 11.02.2006

Изучены видовое разнообразие, структура и особенности распределения альгогруппировок почвенных водорослей в разных типах еловых лесов. Всего выявлено 84 вида (99 видовых и внутривидовых таксонов) из 6 отделов: *Cyanophyta* — 5 (7), *Euglenophyta* — 2, *Eustigmatophyta* — 3, *Xanthophyta* — 7 (8), *Bacillariophyta* — 20 (27), *Chlorophyta* — 47 (52). Численность водорослей в почвах хвойных фитоценозов составляла от 12 до 250 тыс. клеток в 1 г воздушно-сухой почвы. Альгогруппировки разных типов еловых лесов содержат 20—30 видов. Наиболее разнообразны по составу альгогруппировки ельников чернично-зеленомошных. 26 видами дополнен список водорослей, обнаруженных в почвах России. Альгофлора еловых лесов может быть охарактеризована как типичная эдафофильная с преобладанием космополитных видов, индифферентных по отношению к кислотности и солености почв.

Ключевые слова: почвенные водоросли, альгогруппировки, еловые леса, средняя тайга, южная тайга, Кировская обл., Республика Коми.

Почвенные водоросли являются важным компонентом любого фитоценоза, в том числе хвойного леса. Они выделяют в окружающую среду биологически активные вещества, препятствуют эрозионному процессу, способствуют удержанию воды в почве, участвуют в обогащении ее азотом, стимулируют активность некоторых азотфиксирующих бактерий. Органическое вещество водорослей оказывает большое влияние на почвенную микрофлору и фауну, а также на физико-химические свойства почв; значительная часть органического вещества становится пищей различных почвенных животных (Голлербах, Штина, 1969; Штина, Голлербах, 1976; Hoffmann, 1989, и др.).

Общее количество обнаруженных в почве водорослей составляет около 2000 видов (Штина, Голлербах, 1976). В России к настоящему времени выявлено около 1100 видов вместе с внутривидовыми таксонами (Перминова, 1990; Список..., 1998): *Cyanophyta* — 341, *Euglenophyta* — 3, *Cryptophyta* — 1, *Bacillariophyta* — 147, *Xanthophyta* — 148, *Chlorophyta* — 439. В лесных экосистемах обнаружено 420 видов (Алексахина, Штина, 1984), или 40 % от общего числа водорослей, известных для почв России. В лесных биогеоценозах отмечены водоросли из 5 отделов: *Cyanophyta* — 100 видов, *Euglenophyta* — 1, *Bacillariophyta* — 39, *Xanthophyta* — 101, *Chlorophyta* — 180. Преобладающими во всех типах лесов являются зеленые водоросли, массового развития иногда достигают желтозеленые. Синезеленые, как и диатомовые, представлены небольшим числом видов и не играют значительной роли в альгосинузиях лесных почв. Разнообразие и структура группировок почвенных водорослей зависят от типа леса, характера почвы, сезона года, горизонта почвенного профиля (Носкова, 1968; Штина, Голлербах, 1976; Алексахина, Штина, 1984). Альгосинузии хвойных и лиственных лесов сильно различаются. В смешанных и лиственных лесах численность и разнообразие водорослей выше, больше видов синезеленых и диатомовых (Носкова, 1968; Алексахина, Штина, 1984).

Ведущими семействами в почвах хвойных лесов являются *Chlamydomonadaceae*, *Chlorococcaceae*, *Chlorellaceae* (Чаплыгина, 1976; Алексахина, Штина, 1984; Сугачкова, 2000; Шмелев, 2001; Мальцева, 2004; Илюшенко, Белич, 2005). Диапазон численности водорослей составляет от 15 тыс. до 5 млн клеток на 1 г воздушно-сухой почвы (Чаплыгина, 1976; Гаель и др., 1980; Алексахина, Штина, 1984; Домрачева, Дабах, 2004). В доминирующем комплексе чаще других отмечают *Botrydiopsis arhiza*, *Characiopsis minuta* (A. Br.) Lemm., *Bracteacoccus minor*, *Chlamydomonas atactogama*, *C. gloeogama*, *Chlorella vulgaris*, *Chlorococcum infusionum*, *Klebsormidium flaccidum*, *Stichococcus minor* (Алексахина, Штина, 1984; Кузяхметов, 1997; Шмелев, 2001; Мальцева, 2003).

В настоящее время данные по альгогруппировкам почв среднетаежной лесной области немногочисленны и ограничиваются исследованиями Л. М. Зауера (1956), Э. А. Штиной и М. Б. Ройзина (1966), Н. М. Зимониной (1998).

Целью работы являлось изучение видового разнообразия, структуры и особенностей распределения альгогруппировок почвенных водорослей в разных типах еловых фитоценозов в подзонах средней и южной тайги, на территории Кировской обл. и Республики Коми.

Материал и методика

Почвенно-альгологические сборы были проведены в июне—октябре 2003—2004 гг. в центральной части Кировской обл. (Оричевский, Кирово-Чепецкий, Юрьянский, Слободской районы) — подзона южной тайги, в северной части области (Подосиновский и Опаринский районы) и на юге Республики Коми (окрестности г. Сыктывкар) — подзона средней тайги (рис. 1, табл. 1). Обследованы ельники кислично-зеленомошные и ельники кисличные (Оричевский, Кирово-Чепецкий, Подосиновский и Опаринский районы), ельники чернично-зеленомошные (Подосиновский и Опаринский районы, окрестности г. Сыктывкар), ельник кислично-черничный (Юрьянский р-н), ельник чернично-кислично-зеленомошный, ельник бруснично-зеленомошный и ельник хвощово-черничный (Подосиновский и Опаринский, Слободской и Кирово-Чепецкий районы).

Всего изучены 62 смешанные пробы из разных типов хвойных лесов (табл. 1). Отбор проб проводили по общепринятым в почвенной альгологии методам (Штина, Голлербах, 1976; Хазиев, Кабиров, 1986), водоросли собраны в органогенном горизонте. Для выявления видового разнообразия использовали чашечные культуры, а также культуральные методы с применением жидких и агаризованных сред Болда, Бристоль и Дрю (Водоросли..., 1989). Идентификацию водорослей вели с использованием отечественных и зарубежных определителей (Голлербах и др., 1953; Коршиков, 1953; Попова, 1955; Дедусенко-Щеголева и др., 1959; Косинская, 1960; Дедусенко-Щеголева, Голлербах, 1962; Андреева, 1975, 1998; Матвієнко, Догадіна,

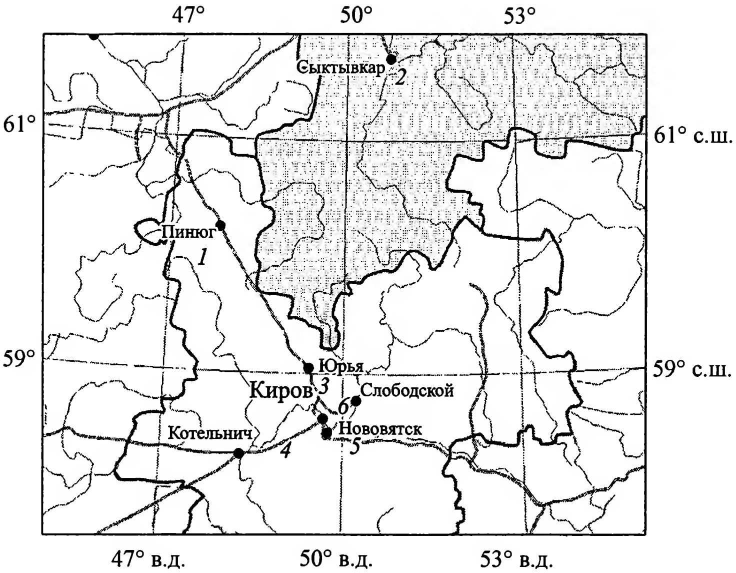


Рис. 1. Карта-схема района исследований.

Подзона средней тайги: *1* — заказник «Былина», Подосиновский и Опаринский районы; *2* — окрестности г. Сыктывкар Республика Коми. Подзона южной тайги (районы): *3* — Юрьянский, *4* — Оричевский, *5* — Кирово-Чепецкий, *6* — Слободской.

1978; Ettl, 1978; Паламарь-Мордвинцева, 1982; Мошкова, Голлербах, 1986; Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1991; Ettl, Gärtner, 1995; Håkansson, 2002). Систематика и номенклатура таксонов даны в соответствии с последней сводкой по почвенным водорослям (Костіков и др., 2001). Список составлен по отделам, виды в отделах расположены в алфавитном порядке. Для эколого-географического анализа привлечены публикации по экологии и распространению водорослей в водных (Баринова и др., 2000) и наземных условиях (Штина, Голлербах, 1976; Алексахина, Штина, 1984; Штина и др., 1998). Встречаемость (постоянство) видов вычисляли по формуле

$$B = a/A \cdot 100\ \%,$$

где B — встречаемость; a — число альгологических проб, в которых обнаружен данный таксон; A — общее число изученных проб (Кондратьева, Коваленко, 1975). Значение встречаемости 70 % и более считали высоким.

В местах альгологических сборов для характеристики почвенно-экологических условий проведено измерение освещенности, температуры и влажности органогенного горизонта почвы, выполнены описания растительных сообществ (табл. 1). Освещенность участков устанавливали с помощью люксметра Ю-116. Температуру воздуха и почвы измеряли почвенным термометром. Влажность почвы определяли по методике «Исходная влажность почвы» (Хазиев, Кабиров, 1986).

Количественный учет водорослей проводили методами последовательных разведений почвенных суспензий с последующим определением числа видов по таблице Мак-Креди (Хазиев, Кабиров, 1986), а также методом прямого подсчета С. Н. Виноградского в модификации Э. А. Штиной (1956). Для выявления сходства видового состава альгогруппировок разных типов хвойных фитоценозов использован коэффициент Съеренсена-Чекановского (Шмидт, 1984), рассчитанный с помощью программного модуля «Graphs» (Новаковский, 2004).

ТАБЛИЦА 1

Характеристика экологических условий исследованных ельников

Участок	Фитоценоз	Тип почвы	$PH_{вод}$	Отношение C/N	Влажность, %	Освещенность, Лк	Температура почвы, С°	
							на поверхности	на глубине 5—15 см
		Подзона южной тайги						
1	Ельник кислично-зеленомошный	Среднеподзолистая иллювиально-железисто-гумусовая песчаная на водноледниковых отложениях	4.22	20.6	21.4	2000	22	12.5
2	Ельник кисличный	—	4.43	17.1	11.7	2900	22	16
5	То же	Слабоподзолистая супесчаная на водноледниковых песках	4.22	15.9	12.6	2000	18	13.5
3	Ельник бруснично-зеленомошный	—	4.28	24.3	14	1100	21	17.5
4	Ельник чернично-кислично-зеленомошный	Дерново-среднеподзолистая супесчаная на водноледниковых песках, подстилаемых элювием мергелистых глин	4.35	18.8	15	1000	20	15
6	Ельник кислично-черничный	Аллювиальная слабодерновая оподзоленная легко-суглинистая опесчаненная на слоистом аллювии	5.25	16.2	15.2	800	20	15
		Подзона средней тайги						
7	Ельник чернично-зеленомошный	Подзолистая супесчаная, подстилаемая суглинками	4.88	14.7	16.8	1600	14.6	9.6
8	То же	То же	4.82	26.3	16	1600	15.2	8.86
9	» »	» »	4.08	18.2	25.27	2500	14	9.3
10	» »	» »	4.96	17.6	23.82	1400	16	10.4
11	» »	» »	4.70	26.8	20.82	2000	17.8	9
12	» »	Среднеподзолистая глееватая песчаная	3.99	17.4	37.9	2000	17	12
14	» »	—	4.20	18.1	9.82	800	16	13
13	Ельник хвощово-черничный	Глубокоподзолистая глееватая супесчаная	4.10	22.3	24	1600	18.6	11
15	Ельник кислично-зеленомошный	—	4.12	21.9	19.8	2500	16.4	12
16	Ельник чернично-зеленомошный	—	5.58	19.2	18.1	2500	17	13

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных.

Результаты и их обсуждение

Всего в почвах еловых лесов исследованного региона обнаружено 84 вида (99 видовых и внутривидовых таксонов) из 6 отделов (табл. 2): *Cyanophyta* — 5 (7), *Euglenophyta* — 2, *Eustigmatophyta* — 3, *Xanthophyta* — 7 (8), *Bacillariophyta* — 20 (27), *Chlorophyta* — 47 (52), относящихся к 10 классам, 27 порядкам, 39 семействам, 47 родам. Ведущим является отдел *Chlorophyta.* Наибольшее количество видов выявлено из семейств *Chlamydomonadaceae*, *Chlorococcaceae* и *Fragila-*

ТАБЛИЦА 2

Почвенные водоросли еловых лесов южной и средней тайги

Вид	Обследованный участок															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Cyanophyta																
Anabaena sp.								+								
Aphanocapsa incerta (Lemm.) Cronb. et Kom.[1, 2, 3]									+	+						
Microcystis sp.	+															
Phormidium ambiguum Gom.							+									+
P. autumnale (Ag.) Gom.																+
P. boryanum Kütz.[1]																+
P. corium (Ag.) Gom.																+
Euglenophyta																
Trachelomonas granulata Swir.[1, 2, 3]													+			
Scytomonas pusilla Stein[1, 2, 3]															+	
Eustigmatophyta																
Eustigmatos magnus (B.-Peters.) Hibberd													+	+	+	
Polyedriella irregularis Pasch.[3]													+			
Vischeria helvetica (Vischer et Pasch.) Hibberd										+						
Xanthophyta																
Botrydiopsis arhiza Borzi[3]				+								+	+			
B. eriensis Snow										+		+				
Bumilleriopsis simplex Pasch.[3]			+													
B. terricola Matw.															+	
Characiopsis pyriformis (A. Br.) Borzi var. *pyriformis*[3]						+										
C. pyriformis var. *incrassata* Pasch.[2, 3]						+										
C. saccata N. Carter						+										
Heterococcus caespitosus Vischer[3]															+	
Bacillariophyta																
Achnanthes linearis (W. Sm.) Grun.[1, 3]														+		
Amphora pediculus (Kütz.) Grun.[1, 2, 3]														+		
Cymbella minuta Hilse ex Rabenh.[1, 3]														+		
C. silesiaca Bleisch[1, 3]														+		+
Cymbella spp.																+
Diatoma tenuis Ag.[1, 2, 3]														+		
Epithemia sp.																+
Eunotia bilunaris (Ehr.) Mills														+		

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид	Обследованный участок															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Eunotia exigua (Bréb. ex Kütz.) Rabenh.														+		+
E. trinacria Krasske[1, 2]														+		
Fragilaria arcus (Ehr.) Cl.[1, 2, 3]														+		
F. capucina Desm.[1, 2, 3]														+		
Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun.	+						+		+		+					
Hantzschia sp.	+	+			+		+	+			+	+		+		
Luticola mutica (Kütz.) Mann														+		
Navicula cryptocephala Kütz.[3]														+		
N. gregaria Donk.[1, 2, 3]														+		
N. veneta Kütz.[1, 3]														+		
Navicula sp.									+							
Pinnularia borealis Ehr. var. *borealis*								+						+		
P. borealis var. *rectangularis* Carlson[1, 2, 3]														+		
P. subcapitata Greg.														+		+
Pinnularia sp.					+	+			+	+	+	+		+	+	
Stephanodiscus medius Håk.[1, 2, 3]														+		
Synedra ulna (Nitzsch) Ehr.[1, 2, 3]														+		
Synedra sp.				+												
Tabellaria flocculosa (Roth) Kütz.[1, 2, 3]														+		
Chlorophyta																
Actinochloris sphaerica Korsch.							+		+	+	+	+			+	+
Bracteacoccus aggregatus Tereg[1, 2, 3]										+			+			
B. grandis Bisch. et Bold[2, 3]							+						+		+	
B. minor (Chod.) Petrová				+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+
Carteria multiilis (Fres.) Dill[3]									+							
Chlamydomonas acuta Korsch.[3]						+					+				+	
C. debaryana Gorosch. var. *atactogama* (Korsch.) Gerloff			+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	
C. elliptica Korsch.	+	+		+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+
C. gelatinosa Korsch.	+		+		+				+		+	+	+	+	+	+
C. globosa Snow	+			+							+					
C. gloeogama Korsch.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
C. incerta Pasch.[3]	+	+						+	+				+			+
C. incisa Korsch.[3]														+		+
C. intermedia Chodat[3]										+	+	+	+			+
C. isogama Korsch.[3]		+		+		+	+					+	+	+		+
C. minutissima Korsch.												+				+
C. proboscigera Korsch.[1, 3]							+					+	+		+	+
C. reinhardtii Dang.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
C. subcylindracea Korsch.[2]													+		+	
Chlorococcum hypnosporum Starr[3]												+			+	+
C. infusionum (Schrank) Menegh.			+				+		+			+	+	+	+	+
C. lobatum (Korsch.) Fritsch et John[3]	+	+	+				+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
C. minimum Ettl et Gärtner[2, 3]			+		+	+	+	+	+				+		+	+
Chlorococcum spp.							+		+			+	+	+	+	+
Chlorella vulgaris Beijer. f. *vulgaris*	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
C. vulgaris f. *globosa* V. Andr.			+		+		+	+	+			+			+	+
Chlorosarcinopsis minor Hernd.[3]		+								+						
Coccomyxa dispar Schmidle[3]			+	+				+				+	+	+	+	+
Coccomyxa spp.				+							+					

Вид	Обследованный участок															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Cosmarium undulatum Corda[1, 3]																+
Elliptochloris subsphaerica (Reisigl) Ettl et Gärtner[1, 3]														+	+	+
Keratococcus bicaudatus (A. Br.) B.-Peters.[3]									+				+			
Klebsormidium flaccidum (Kütz.) Silva et al.	+	+			+	+			+	+	+	+	+	+	+	
K. nitens (Menegh.) Lokhorst	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
K. rivulare (Kütz.) Kostikov et al.[3]					+							+			+	+
K. subtilissimum (Rabenh.) Pickett-Heaps[3]						+						+		+		+
Leptosira terrestris (Frisch et John) Printz							+	+	+	+	+				+	+
L. terricola (Bristol) Printz		+					+	+								
Leptosira sp.			+			+										
Myrmecia bisecta Reisigl													+	+	+	+
M. incisa Reisigl[1]	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Pseudococcomyxa chodatii (Jaag) Kostikov, Darienko et Hoffmann										+						
P. simplex (Mainx) Fott[1]												+	+			
Pseudopleurococcus botryoides Snow[1, 3]			+									+	+	+	+	+
Scotiellopsis rubescens Vinatzer[1, 2, 3]										+						
Spongiochloris minor Chantanachat et Bold[1, 2, 3]													+			+
Stichococcus bacillaris Näg.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
S. fragilis Gay[3]								+	+	+	+		+	+	+	+
S. minor Näg.					+					+		+	+	+	+	+
Tetracystis aggregata Brown et Bold[2, 3]			+	+		+			+		+	+	+	+	+	+
T. dissociata Brown et Bold[1, 2, 3]							+				+	+	+	+	+	+
Tetracystis spp.												+				+
Всего	15	14	16	16	17	20	24	20	26	24	22	34	36	48	37	45

Примечание. Виды впервые приводятся: [1] — для почв России, [2] — для почв Кировской обл., [3] — для почв Республики Коми.

riaceae (табл. 3). Первые два семейства входят в комплекс ведущих в почвах всех хвойных фитоценозов (Алексахина, Штина, 1984; Сугачкова, 2000; Шмелев, 2001; Илюшенко, Белич, 2005).

Ведущими родами по числу видов являются *Chlamydomonas*, *Chlorococcum*, *Pinnularia*, *Navicula*, *Klebsormidium* (рис. 2). Они составляют 37 % от общего разнообразия альгофлоры.

В составе сообществ ельников среди небольшого количества почвенных водорослей, для которых имеются сведения по эколого-географической характеристике, отмечено преобладание космополитных, индифферентных по отношению к солености и pH видов (рис. 3). Экологический анализ показал преобладание в исследованных почвах эдафофильных видов, обитающих только в почве. Доля гидрофильных видов, встречающихся в переувлажненных почвах, а также амфибиальных, предпочитающих временно переувлажненные почвы, незначительна (рис. 4).

В спектре жизненных форм водорослей преобладающее значение во всех фитоценозах имели X-, Ch- и C-жизненные формы. X-жизненная форма включает одноклеточные желтозеленые и многие зеленые, предпочитающие условия жизни среди

ТАБЛИЦА 3

Таксономическая структура альгофлоры еловых лесов

Семейство	Место семейства	Число		
		родов	видов	видовых и внутривидовых таксонов
Chlamydomonadaceae	1	2	12	15
Chlorococcaceae	2	2	7	8
Fragilariaceae	3	4	5	6
Pinnulariaceae	4—6	1	2	4
Naviculaceae	4—6	1	4	4
Klebsormidiaceae	4—6	1	4	4
Phormidiaceae	7—15	1	3	3
Characiopsidaceae	7—15	1	1	3
Eunotiaceae	7—15	1	3	3
Cymbellaceae	7—15	1	3	3
Eustigmataceae	7—15	2	3	3
Bracteacoccaceae	7—15	1	3	3
Leptosiraceae	7—15	1	3	3
Myrmeciaceae	7—15	2	3	3
Stichococcaceae	7—15	1	3	3
Euglenaceae	16—22	2	2	2
Botrydiopsidaceae	16—22	1	2	2
Centritractaceae	16—22	1	2	2
Bacillariaceae	16—22	1	2	2
Choricystidaceae	16—22	1	2	2
Radiococcaceae	16—22	1	2	2
Chlorellaceae	16—22	1	—	2
Merismopediaceae	23—39	1	1	1
Microcystaceae	23—39	1	1	1
Oscillatoriaceae	23—39	1	1	1
Nostocaceae	23—39	1	1	1
Heterococcaceae	23—39	1	1	1
Stephanodiscaceae	23—39	1	1	1
Achnanthaceae	23—39	1	1	1
Diadesmidaceae	23—39	1	1	1
Catenulaceae	23—39	1	1	1
Rhopalodiaceae	23—39	1	1	1
Actinochloridaceae	23—39	1	1	1
Chlorosarcinaceae	23—39	1	1	1
Protosiphonaceae	23—39	1	1	1
Pleurastraceae	23—39	1	1	1
Oocystaceae	23—39	1	1	1
Ankistrodesmaceae	23—39	1	1	1
Desmidiaceae	23—39	1	1	1

почвенных частиц, теневыносливые, но неустойчивые к засухе и экстремальным температурам. В исследованных фитоценозах к этой форме относятся *Tetracystis aggregata*, *Myrmecia bisecta*, *Stichococcus bacillaris*. Одноклеточные и колониальные зеленые и частично желтозеленые водоросли, обитающие в толще почвы и при благоприятной влажности дающие разрастания на поверхности почвы, представлены Ch-жизненной формой. Они выступают как виды-убиквисты, отличающиеся исключительной выносливостью к различным экстремальным условиям. В лесных

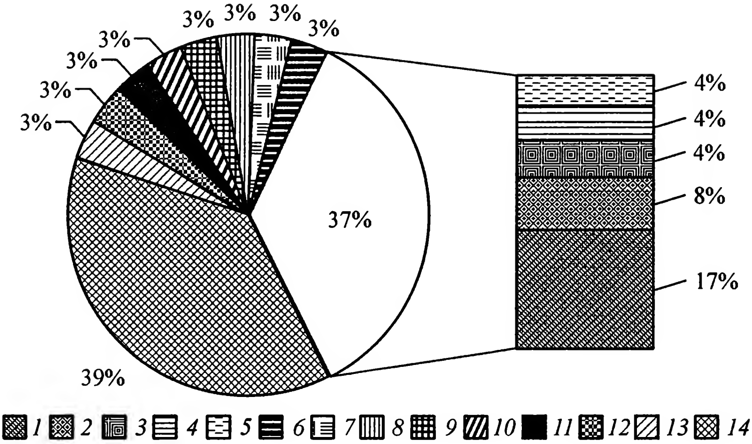


Рис. 2. Соотношение родов почвенных водорослей по числу видовых и внутривидовых таксонов в альгофлоре хвойных лесов.

1 — *Chlamydomonas*, *2* — *Chlorococcum*, *3* — *Pinnularia*, *4* — *Navicula*, *5* — *Klebsormidium*, *6* — *Phormidium*, *7* — *Characiopsis*, *8* — *Eunotia*, *9* — *Cymbella*, *10* — *Tetracystis*, *11* — *Bracteacoccus*, *12* — *Leptosira*, *13* — *Stichococcus*, *14* — прочие.

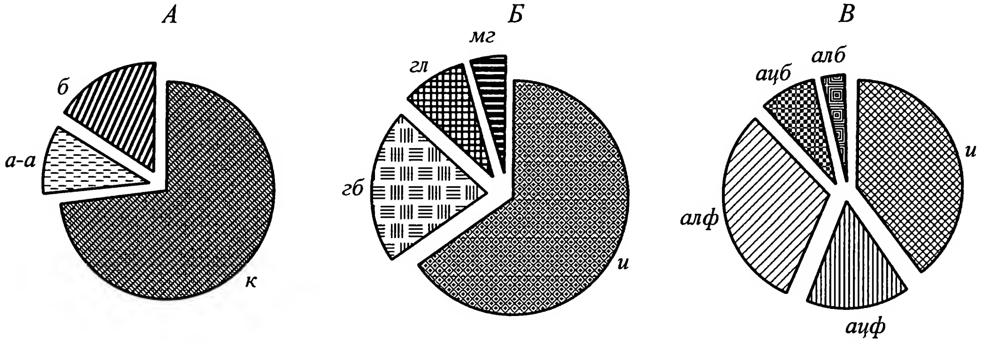


Рис. 3. Эколого-географические характеристики почвенных водорослей еловых лесов.

А — по распространению: *а-а* — аркто-альпийские, *б* — бореальные, *к* — космополиты; *Б* — по галобности: *гб* — галофобы, *гл* — галофилы, *и* — индифференты, *мг* — мезогалобы; *В* — по отношению к pH: *алб* — алкалибионты, *алф* — алкалифилы, *ацб* — ацидобионты, *ацф* — ацидофилы, *и* — индифференты.

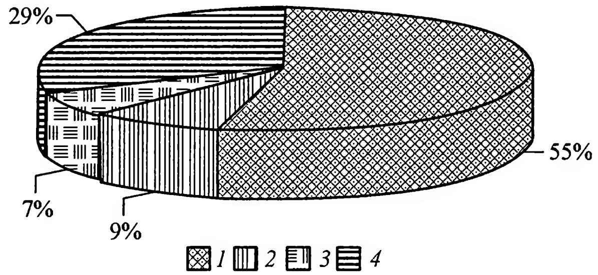


Рис. 4. Экологические группировки водорослей хвойных фитоценозов.

1 — эдафофильные, *2* — гидрофильные, *3* — амфибиальные, *4* — сведения не найдены.

почвах из этой формы доминируют виды *Chlorella vulgaris* и *Bracteacoccus minor*. С-форма включает одноклеточные и колониальные, в том числе нитчатые формы, которые могут образовывать обильную слизь. Такие виды обитают как в толще почвы, так и на ее поверхности, формируя тонкие слизистые пленки или хлопья. Данная форма включает в себя виды, наиболее требовательные к увлажнению и способные переносить длительное высушивание в виде спор, зигот, реже в вегетативном состоянии. В изученных ценозах к этой форме относятся виды *Chlamydomonas gloeogama*, *C. elliptica* и *C. reinhardtii*.

Анализ состава почвенных водорослей исследованных хвойных фитоценозов показал наибольшее таксономическое разнообразие альгогруппировок в почвах ельников чернично-зеленомошных, наименьшее — в ельнике кислично-черничном, ельнике бруснично-зеленомошном, ельнике чернично-кислично-зеленомошном и ельниках кисличных (табл. 4).

В разных лесных сообществах соотношение отделов меняется: представители *Cyanophyta* выявлены в почве ельника кислично-зеленомошного и ельников чернично-зеленомошных, *Euglenophyta* — в ельнике хвощово-черничном и ельнике кислично-зеленомошном, *Eustigmatophyta* — в ельнике хвощово-черничном, ельнике кислично-зеленомошном и ельниках чернично-зеленомошных. Водоросли отдела *Bacillariophyta* чаще встречались в почве ельников чернично-зеленомошных.

ТАБЛИЦА 4

Распределение видов почвенных водорослей в исследованных еловых лесах

Фитоценоз	Участок	Число видов						
		Cyanophyta	*Euglenophyta*	*Eustigmatophyta*	*Xanthophyta*	*Bacillariophyta*	*Chlorophyta*	Всего
Ельник кислично-зеленомошный	1	1	—	—	—	2	12	15
	15	—	1	1	2	1	32	37
Всего		1	1	1	2	3	34	42
Ельник кисличный	2	—	—	—	—	1	13	14
	5	—	—	—	—	2	15	17
Всего		—	—	—	—	2	20	25
Ельник бруснично-зеленомошный	3	—	—	—	1	—	15	16
Ельник чернично-кислично-зеленомошный	4	—	—	—	1	1	14	16
Ельник кислично-черничный	6	—	—	—	3	1	16	20
Ельник чернично-зеленомошный	7	1	—	—	—	2	21	24
	8	1	—	—	—	2	17	20
	9	1	—	—	—	3	22	26
	10	1	—	1	1	1	20	24
	11	—	—	—	—	3	19	22
	12	—	—	—	2	2	30	34
	14	—	—	1	—	22	25	48
	16	4	—	—	—	5	36	45
Всего		6	—	2	2	26	50	86
Ельник хвощово-черничный	13	—	1	2	1	—	32	36

Примечание (к табл. 4, 5). Прочерк — виды не обнаружены.

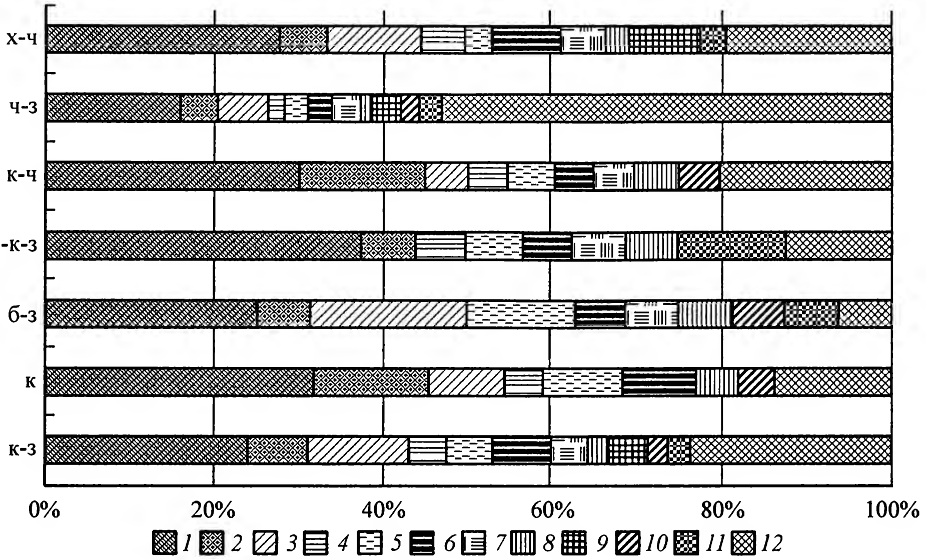


Рис. 5. Родовые спектры почвенных водорослей в разных типах хвойных лесов.

По горизонтали — содержание числа видов в родах, (%); по вертикали — фитоценозы: х-ч — ельник хвощово-черничный; ч-з — ельник чернично-зеленомошный; к-ч — ельник кислично-черничный; ч-к-з — ельник чернично-кислично-зеленомошный; б-з — ельник бруснично-зеленомошный; к — ельник кисличный; к-з — ельник кислично-зеленомошный. *1* — *Chlamydomonas*, *2* — *Klebsormidium*, *3* — *Chlorococcum*, *4* — *Myrmecia*, *5* — *Chlorella*, *6* — *Stichococcus*, *7* — *Tetracystis*, *8* — *Pseudopleurococcus*, *9* — *Bracteacoccus*, *10* — *Leptosira*, *11* — *Coccomyxa*, *12* — прочие роды.

Больше всего видов водорослей выявлено в почвах ельников чернично-зеленомошных, ельника кислично-зеленомошного, ельника хвощово-черничного на территории заказника «Былина» Кировской обл. (табл. 4), что связано не только с большим количеством просмотренных проб, но и с более высокими значениями pH верхних горизонтов почвы и отсутствием антропогенного воздействия на лесные экосистемы заказника.

Во всех типах изученных фитоценозов по числу видов преобладали роды *Chlamydomonas*, *Klebsormidium*, *Chlorella* и *Stichococcus* (рис. 5).

С высокой частотой встречаемости выявлены следующие виды: в ельниках кислично-зеленомошных — *Chlamydomonas elliptica*, *C. gelatinosa*, *Chlorococcum lobatum*, *Myrmecia incisa*, *Klebsormidium flaccidum*; в ельниках кисличных — *Chlamydomonas elliptica*, *Myrmecia incisa*, *Klebsormidium flaccidum*; в ельниках чернично-зеленомошных — *Chlamydomonas elliptica*, *Chlorococcum lobatum*, *Bracteacoccus minor*, *Myrmecia incisa*. Общие для всех сообществ — *Chlamydomonas gloeogama*, *C. reinhardtii*, *Chlorella vulgaris*, *Stichococcus bacillaris*, *Klebsormidium nitens*.

При сопоставлении видового состава почвенных водорослей исследованных нами хвойных лесов и всей таежной зоны России и прилегающих территорий (Алексахина, Штина, 1984) отмечено невысокое разнообразие альгофлоры еловых лесов при сохранении сходства таксономической структуры (табл. 5). Выявлено 29 видов, не отмеченных ранее в лесных почвах России (табл. 2). Также обнаружено 23 вида водорослей, ранее не встреченных в почвах Кировской обл. (Штина, 1997), и 45 видов, новых для альгофлоры Республики Коми (Гецен и др., 1994; Зимонина, 1998). Нахождение этих видов можно объяснить недостаточной изученностью альгофлоры почв северотаежной и среднетаежной подзон.

ТАБЛИЦА 5

Таксономическое разнообразие почвенных водорослей в таежной зоне (с учетом видовых и внутривидовых таксонов)

Отдел	Подзона южной и средней тайги (данные авторов)	Кировская обл., подзона южной тайги (Штина, 1997)	Республика Коми		Лесные почвы России (Алексахина, Штина, 1984)
			граница южной лесотундры и подзона северной тайги (Зимонина, 1998)	Большеземельская тундра (Гецен и др., 1994)	
Cyanophyta	7	166	65	112	100
Euglenophyta	2	4	—	—	1
Chrysophyta	—	1	—	—	—
Eustigmatophyta	3	—	—	—	—
Xanthophyta	8	119	24	38	101
Bacillariophyta	27	50	18	30	39
Cryptophyta	—	1	—	—	—
Chlorophyta	52	239	97	73	180
Всего	99	581	204	253	420

Для альгогруппировок всех обследованных сообществ отмечено относительно высокое сходство видового состава — коэффициент Съеренсена—Чекановского был выше 45 % (рис. 6). По рассчитанному коэффициенту обособляются два кластера, которые включают в себя альгогруппировки со сходным видовым составом. Первый включает водорослевые группировки хвойных лесов фоновой территории (фитоценозы ельник чернично-зеленомошный, ельник хвощово-черничный, ельник кисличный), второй — группировки ельников из антропогенно нарушенных мест (фитоценозы ельник кислично-зеленомошный, ельник кисличный, ельник кислично-черничный, ельникируснично-зеленомошный, ельник чернично-зеленомошный, ельник чернично-кислично-зеленомошный). Сходство альгогруппировок разных ценозов определяется сходными экологическими условиями: типом ценоза, освещенностью, влажностью, физико-химическими параметрами почв (табл. 1, рис. 6).

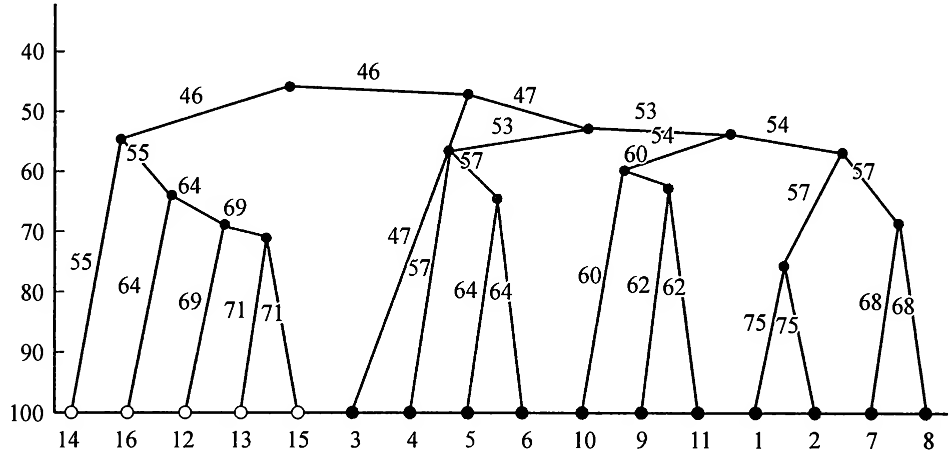


Рис. 6. Сходство видового состава водорослей еловых фитоценозов.

По оси абсцисс — номер обследованного участка (см. табл. 1); по оси ординат — сходство видового состава по коэффициенту Съеренсена-Чекановского, %.

ТАБЛИЦА 6

Численность водорослей в почвах хвойных лесов

Фитоценоз	Число клеток (тыс. на 1 г воздушно-сухой почвы)		
	метод предельного разведения	метод прямого подсчета	литературные данные
Ельник килично-зеленомошный	250	32—81	—
Ельник кисличный	95—250	48—67.2	—
Ельник кислично-черничный	20	47	—
Ельник бруснично-зеленомошный	До 250	42	—
Ельник чернично-зеленомошный	95—250	12—58	37—550 (Штина, Ройзин, 1966; Алексахина, 1977; Домрачева, Дабах, 2004)
Ельник чернично-кислично-зеленомошный	95	34.8	—
Ельник хвощово-черничный	До 250	До 26.4	—
Еловый лес; хвойный лес	—	—	30—69.5 (Штина, 1959; Чаплыгина, 1976)

Примечание. Прочерк — сведения отсутствуют.

В 1 г воздушно-сухой почвы хвойных фитоценозов содержится от 12 до 250 тыс. клеток водорослей (табл. 6). Наибольшее количество клеток зарегистрировано в почвах ельника бруснично-зеленомошного, ельников кислично-зеленомошных, а также ельников кисличных и ельников чернично-зеленомошных. Полученные результаты соответствуют данным Э. А. Штиной, М. Б. Ройзина (1966), О. Я. Чаплыгиной (1976), Т. И. Алексахиной (1977), Л. И. Домрачевой и Е. В. Дабах (2004) (табл. 6). Небольшая численность водорослей в верхних горизонтах почв еловых лесов объясняется высокой кислотностью почв (pH 3.99—5.25), невысокой влажностью (табл. 1) и низкой скоростью обновления органического вещества, показателем которой является отношение C/N. Чем ниже этот показатель, тем выше скорость обновления органического вещества. Отношение C/N в местах сборов составило 15—27, что соответствует лесным подзолистым почвам, которые характеризуются низким видовым разнообразием высших и низших растений. Сравнительный анализ двух методов количественного учета показал, что результаты, полученные методом предельного разведения, дают более высокие показатели по сравнению с методом прямого счета.

Выводы

Полученные данные свидетельствуют о невысоком видовом разнообразии почвенных водорослей хвойных фитоценозов. Наибольшим числом видов представлены отделы *Chlorophyta* и *Bacillariophyta*. В структуре альгогруппировок разных типов еловых лесов отмечено от 20 до 30 видов. Наиболее разнообразны по составу водорослевые группировки ельников чернично-зеленомошных. Список водорослей Кировской обл. и Республики Коми дополнен 23 и 45 видами соответственно. Альгофлора еловых лесов может быть охарактеризована как типичная эдафофильная с преобладанием видов-космополитов, индифферентных по отношению к кислотности и солености почв. Полученные результаты могут быть использованы для проведения мониторинга за состоянием охраняемых территорий бореальных лесов, а также лесов, находящихся в условиях интенсивного техногенного загрязнения.

Благодарности

Авторы выражают благодарность А. С. Стениной, с. н. с. Института биологии Коми НЦ УрО РАН (ИБ) за помощь в определении диатомовых водорослей, Л. В. Кондаковой, доценту Вятского государственного гуманитарного университета (ВГГУ), сотрудникам Лаборатории биомониторинга ИБ и ВГГУ Т. Я. Ашихминой, Н. В. Бородиной, Е. В. Дабах за помощь в организации полевых исследований, геоботанические описания еловых фитоценозов и характеристику почв, сотрудникам Экоаналитической лаборатории ИБ за проведение химического анализа почв, сотрудникам отдела флоры и растительности Севера ИБ С. Н. Плюснину, Е. Е. Кулюгиной, М. Д. Сивкову, А. Б. Новаковскому, Л. Н. Рыбину за помощь в проведении исследований, подготовке статьи и обработке материала.

Работа частично поддержана грантом для молодых ученых и аспирантов Уральского отделения РАН на 2005 г., а также грантом Федерального агентства по науке и инновациям № РИ-111/002/016.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексахина Т. И. Почвенные водоросли в коренных и производных типах леса // Развитие и значение водорослей в почвах Нечерноземной зоны. Матер. межвуз. конф. Пермь, 1977. С. 3—4.

Алексахина Т. И., Штина Э. А. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М., 1984. 149 с.

Андреева В. М. Род *Chlorella*: морфология, систематика, принципы классификации. Л., 1975. 110 с.

Андреева В. М. Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли (*Chlorophyta*: *Tetrasporales*, *Chlorococcales*, *Chlorosarcinales*). СПб., 1998. 352 с.

Баринова С. С., Анисимова О. В., Медведева Л. А. Водоросли-индикаторы в оценке качества окружающей среды. М., 2000. 150 с.

Водоросли: Справочник / Под ред. С. П. Вассера. Киев, 1989. 608 с.

Гаель А. Г., Штина Э. А., Петрова Н. И. О Минусинских борах и распределении в них почвенных водорослей // Биол. науки. 1980. № 3. С. 86—95.

Гецен М. В., Стенина А. С., Патова Е. Н. Альгофлора Большеземельской тундры в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург, 1994. 148 с.

Голлербах М. М., Косинская Е. К., Полянский В. И. Синезеленые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М., 1953. Вып. 2. 652 с.

Голлербах М. М., Штина Э. А. Почвенные водоросли. Л., 1969. 228 с.

Дедусенко-Щеголева Н. Т., Матвиенко А. М., Шкорбатов Л. А. Зеленые водоросли. Класс Вольвоксовые // Определитель пресноводных водорослей СССР. М.; Л., 1959. Вып. 8. 230 с.

Дедусенко-Щеголева Н. Т., Голлербах М. М. Желтозеленые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М.; Л., 1962. Вып. 5. 271 с.

Домрачева Л. И., Дабах Е. В. Количественные показатели альго-микологических комплексов как начальная ступень фонового обследования почв // Актуальные проблемы регионального экологического мониторинга: теория, методика, практика. Сб. матер. Всерос. науч. школы. Киров, 2004. Вып. II. С. 132—135.

Зауер Л. М. К познанию водорослей растительных ассоциаций Ленинградской области // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. II (споровые растения). 1956. Вып. 10. С. 33—174.

Зимонина Н. М. Почвенные водоросли нефтезагрязненных земель. Киров, 1998. 170 с.

Илюшенко А. Е., Белич Н. Ю. К изучению альгофлоры сосновых фитоценозов Западной Сибири // Актуальные проблемы современной альгологии. Матер. III Междунар. конф. Харьков, 2005. С. 63—64.

Костіков І. Ю., Романенко П. О., Демченко Е. М. и др. Водорості грунтів України (історія та методи дослідження, система, конспект флори). Київ, 2001. 300 с.

Кондратьева Н. В., Коваленко О. В. Краткий определитель видов токсичных синезеленых водорослей. Киев, 1975. 80 с.

Коршиков О. А. Підклас Протококові (*Protococcineae*) // Визначник прісноводних водоростей УРСР. Київ, 1953. Вип. 5. 437 с.

Косинская Е. К. Десмидиевые водоросли // Флора споровых растений СССР. М., 1960. Т. 5. Вып. 1. 706 с.

Кузяхметов Г. Г. Вертикальное распределение водорослей елово-липового леса // Леса Башкортостана: современное состояние и перспективы. Уфа, 1997. С. 55—56.

Мальцева И. А. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов Житомирского полесья (Украина) // Альгология. 2003. Т. 13. № 3. С. 283—290.

Мальцева І. А. Грунтові водорості Великомихайлівського лісового масиву (Дніпропетровська обл.) // Грунтознавство. 2004. Т. 5. № 1—2. С. 71—78.

Матвієнко О. М., Догадіна Т. В. Жовтозелені водорості — *Xanthophyta* // Визначник прісноводних водоростей УРСР. Київ, 1978. Вип. 10. 512 с.

Мошкова Н. А., Голлербах М. М. Зеленые водоросли. Класс Улотриксовые. Порядок Улотриксовые // Определитель пресноводных водорослей СССР. Л., 1986. Вып. 10 (1). 360 с.

Новаковский А. Б. Возможности и принципы работы программного модуля «Graphs»: Препринт. Сыктывкар, 2004. 31 с.

Носкова Т. С. Сообщества водорослей некоторых почв Кировской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Горький, 1968. 19 с.

Паламарь-Мордвинцева Г. М. Зеленые водоросли. Класс Конъюгаты. Порядок Десмидиевые // Определитель пресноводных водорослей СССР. Л., 1982. Вып. 11 (2). 483 с.

Перминова Г. Н. Почвенные водоросли некоторых районов севера Евразии и Дальнего Востока. Киров, 1990. Деп. в ВИНИТИ, № 4471—В90. 41 с.

Попова Т. Г. Эвгленовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М., 1955. Вып. 7. 283 с.

Список водорослей, обнаруженных в почвах на территории бывшего СССР / Э. А. Штина, Р. Р. Кабиров, Л. С. Хайбуллина и др. Уфа, 1998. С. 3—33.

Сугачкова Е. В. Влияние рекреационной нагрузки на сообщества почвенных водорослей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2000. 22 с.

Хазиев Ф. Х., Кабиров Р. Р. Количественные методы почвенно-альгологических исследований. Уфа, 1986. 172 с.

Чаплыгина О. Я. Почвенные водоросли сосновых и еловых лесов Московской области // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 8. С. 1077—1088.

Шмелев Н. А. Альгоценозы основных типов леса среднего пояса горно-лесной зоны Южно-Уральского заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2001. 19 с.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 287 с.

Штина Э. А. О методике количественного учета почвенных водорослей // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 9. С. 1314—1317.

Штина Э. А. Водоросли дерново-подзолистых почв Кировской области // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. II (споровые растения). 1959. Вып. 12. С. 36—141.

Штина Э. А. Флора водорослей бассейна реки Вятки. Киров, 1997. 92 с.

Штина Э. А., Ройзин М. Б. Водоросли подзолистых почв Хибин // Бот. журн. 1966. Т. 5. № 4. С. 509—519.

Штина Э. А., Голлербах М. М. Экология почвенных водорослей. М., 1976. 144 с.

Штина Э. А., Зенова Г. М., Манучарова Н. А. Альгологический мониторинг почв // Почвоведение. 1998. № 12. С. 1449—1461.

Ettl H. Xanthophyceae. 1 Teil // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Jena, 1978. 530 p.

Ettl H., Gärtner G. Syllabus der Boden, Luft- und Flechtenalgen. Stuttgart; Jena; New York, 1995. 721 p.

Håkansson H. A. Compilation and evaluation of species in the genera *Stephanodiscus*, *Cyclostephanos* and *Cyclotella* with a new genus in the family *Stephanodiscaceae* // Diatom Res. 2002. Vol. 17. N 1. P. 1—139.

Hoffmann L. Algae of terrestrial habitats // Bot. Rev. 1989. Vol. 55. N 2. P. 77.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 1: *Naviculaceae* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 2. 1986. 876 p.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 3: *Centrales*, *Fragilariaceae*, *Eunotiaceae* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 2. 1991. 576 p.

SUMMARY

Species diversity, structure and distribution peculiarities of soil algal communities were studied in different types of spruce forests. There were discovered 84 species (99 together with intraspecific taxa) from 6 divisions: *Cyanophyta* — 5 (7), *Euglenophyta* — 2, *Eustigmatophyta* — 3, *Xanthophyta* — 7 (8), *Bacillariophyta* — 20 (27), *Chlorophyta* — 47 (52). The soil algae of the spruce forests numbered $1.2 \cdot 10^4$—$2.5 \cdot 10^5$ cells / g of soil. In algal communities of different types of the spruce forests 20—30 algal species were recorded. The highest species diversity of algae was found in bilberry spruce forests. 26 algae species were newly discovered for the soil algal flora of Russia. The algal flora of spruce forests is edaphophytic, dominated by cosmopolitan species, indifferent to soil acidity and salinity.

УДК 582.29 (075) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 1

© Н. В. Малышева

ЛИШАЙНИКИ ГОРОДОВ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ. 2. БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЙ И ЭКОЛОГО-СУБСТРАТНЫЙ АНАЛИЗЫ

N. V. MALYSHEVA. LICHENS IN THE CITIES OF EUROPEAN RUSSIA. 2. BIOMORHOLOGICAL AND ECOLOGICAL (SUBSTRATE) ANALYSES

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 08.06.2006

Ведущая роль в биоморфологической структуре видового состава лихенофлор городов Европейской России (всего 604 вида) принадлежит накипным видам (59 %). Роль листоватых и кустистых лишайников примерно одинакова — 21 и 20 %. Преобладание накипных лишайников характерно для лихенофлор всех категорий городов (мегаполисы, крупнейшие, крупные, большие, средние, малые, «бывшие» города). Выделено 8 эколого-субстратных групп: эпифиты, эпилиты, эпигеиды, эпиксилы, эпибриофиты, эпифитореликвиты, эпикопрофиты и лишайники, обитающие на искусственном субстрате. В общей урбанолихенофлоре преобладают эпилиты (51 %), эпифиты (42 %) и эпигеиды (21 %). Преобладание эпилитов в общей флоре связано с обилием каменистого субстрата в северных малых городах. В других категориях городов, включая малые города средней полосы Европейской России, где мало каменистого субстрата, отмечается преобладание эпифитов. Рассмотрены лишайники на специфичных для городов субстратах (интродуценты, плодовые деревья и кустарники, исскуственные субстраты — бетон, кирпич, пластмассы и пр.). На 159 интродуцированных видах деревьев и кустарников родом из Северной Америки, Азии и Западной Европы выявлен 91 вид лишайников. Местные виды деревьев и кустарников заселяются лишайниками значительно лучше (252 вида). Однако роль интродуцентов в расселении лишайников на территории городов важна, поскольку экзоты представлены большим числом экземпляров. На 26 видах плодовых деревьев и кустарников выявлено 60 видов лишайников. На искусственных субстратах выявлен 71 вид (11.7 %).

Ключевые слова: лишайники, урбанофлоры, биоморфологический анализ, эколого-субстратный анализ, Европейская Россия.

В первой части работы, посвященной лишайникам городов Европейской России (Малышева, 2006а), был дан таксономический анализ урбанолихенофлор и приведены сведения о материале и методиках. В данной работе рассмотрен эколого-субстратный аспект и состав жизненных форм лишайников городов.

Состав жизненных форм лишайников городов

Изучением жизненных форм лишайников занимались многие исследователи (Barkman, 1958; Окснер, 1971, 1974; Голубкова, 1983; Голубкова, Бязров, 1989, и др.). Наиболее часто отечественные исследователи лихенофлор применяют классификацию жизненных форм, предложенную Н. С. Голубковой (1983). Однако при изучении морфологических признаков лишайников городов отмечаются значительные трудности в применении данной классификации. При сильном загрязнении наблюдается явление экологической патоморфологии (Малышева, 1995б). Талломы лишайников находятся в сильно угнетенном состоянии по сравнению с естественными условиями. Известно, что один и тот же вид растений может быть

ТАБЛИЦА 1

Жизненные формы лишайников городов Европейской России

Жизненные формы	Число видов							
	Флора в целом	города						
		мегаполисы	крупнейшие	крупные	большие	средние	малые	«бывшие»
Накипные	358 (59.3)	158 (50.2)	127 (50.2)	94 (49.7)	57 (46.7)	89 (48.6)	196 (55.8)	30 (44.1)
Листоватые	125 (20.7)	75 (23.8)	69 (27.3)	55 (29.1)	39 (32.0)	41 (22.4)	80 (22.8)	28 (41.2)
Кустистые	121 (20.0)	82 (26.0)	57 (22.5)	40 (21.2)	26 (21.3)	53 (29.0)	75 (21.4)	10 (14.7)
Всего	604 (100)	315 (100)	253 (100)	189 (100)	122 (100)	183 (100)	351 (100)	68 (100)

Примечание. В скобках приведена доля от общего числа видов, %.

представлен целым рядом жизненных форм, произрастая в различных экологических условиях (Серебряков, 1962) или находясь на разных стадиях онтогенеза (Хохряков, 1981). Сказанное справедливо и для других организмов, в том числе для лишайников (Давыдов, 2001). Поэтому в городских условиях целесообразно выделение наиболее общих групп (типов) жизненных форм.

В изученной лихенофлоре преобладают виды с накипным слоевищем (358 видов, или 59.3 % от общего числа видов флоры). Роль листоватых и кустистых примерно одинакова — 125 видов листоватых (20.7 %) и 121 вид кустистых (20.0 %) (табл. 1). Отметим, что преобладание накипных лишайников характерно для лихенофлор самых различных по размеру и географическому положению городских территорий. Накипные виды преобладают и в мировой лихенофлоре в целом, составляя в ней около 75 % (Ahmadjian, 1993; Honeger, 1996). В мегаполисах и средних городах на втором месте находятся кустистые виды, в крупнейших, крупных, больших и малых городах — листоватые лишайники. Анализ распределения жизненных форм лишайников по городам и различным зонам растительности показал, что во всех зонах преобладают накипные формы (табл. 2). На втором месте в тунд-

ТАБЛИЦА 2

Жизненные формы лишайников городов Европейской России
в разных зонах растительности и типах поясности гор

Жизненные формы	Флора в целом	Зоны растительности					Тип поясности гор	
		тундровая	таежная	широколиственнолесная	степная	пустынная	гипоарктический	бореальный
Накипные	358 (59.3)	32 (53.3)	221 (55.1)	72 (50.0)	46 (53.5)	23 (62.2)	111 (61.3)	56 (45.5)
Листоватые	125 (20.7)	13 (21.7)	88 (22.0)	34 (23.6)	26 (30.2)	14 (37.8)	34 (18.8)	38 (30.9)
Кустистые	121 (20.0)	15 (25.0)	92 (22.9)	38 (26.4)	14 (16.3)	—	36 (19.9)	29 (23.6)
Всего	604 (100)	60 (100)	401 (100)	144 (100)	86 (100)	37 (100)	181 (100)	123 (100)

Примечание. В скобках даны доли от общего числа видов, %.

ровой, таежной, широколиственнолесной зонах и голарктическом типе поясности гор находятся кустистые лишайники, в степной, пустынной зонах и бореальном типе поясности гор — листоватые лишайники.

Распределение лишайников по эколого-субстратным группам в городах

В литературе имеются многочисленные указания на то, что многообразие лишайников в значительной степени зависит от разнообразия субстратов, пригодных для их обитания (Малышева и др., 1980; Урбанавичене, 1997, и др.). Некоторые виды лишайников способны заселять несколько типов субстратов, в таких случаях отдельные авторы выделяют промежуточные группы — эпифито-эпиксилы, эпигеидо-эпиксилы, а виды, обитающие на трех и более типах субстратов, объединяют в группу эврисубстратных (Мучник, 1998). Возможно, при изучении естественных флор это оправдано. Но в городских условиях при ограниченной возможности выбора лишайниками подходящего субстрата, по-видимому, удобнее учитывать приуроченность к конкретным субстратам. Только экологическая пластичность лишайников в городских условиях, в том числе и в отношении субстрата, позволяет им выжить в этих условиях. При этом многие виды могут поселяться на разных субстратах: коре деревьев, древесине, искусственном субстрате и пр.

По результатам проведенного анализа выяснилось, что в лихенофлоре городов лишайники относятся к 8 эколого-субстратным группам: эпифиты, эпилиты, эпигеиды, эпиксилы, эпибриофиты, эпифитореликвиты, эпикопрофиты и лишайники, обитающие на искусственном субстрате (табл. 3).

Группа эпилитных лишайников — самая многочисленная в исследованной лихенофлоре (306 видов, 50.6 % от общего числа видов). Второе место занимает

ТАБЛИЦА 3

Эколого-субстратные группы лихенофлоры городов Европейской России

Эколого-субстратная группа	Флора в целом	Города						
		мегаполисы	крупнейшие	крупные	большие	средние	малые	«бывшие»
Эпилиты	306 (50.6)	68 (21.6)	63 (24.9)	21 (11.1)	20 (16.4)	72 (39.3)	199 (56.7)	18 (26.5)
Эпифиты	252 (41.6)	190 (60.3)	119 (47.0)	123 (65.1)	76 (62.3)	88 (48.1)	100 (28.5)	38 (55.9)
Эпигеиды	125 (20.7)	57 (18.1)	79 (31.2)	32 (16.9)	16 (13.1)	31 (16.9)	46 (13.1)	4 (5.9)
Эпиксилы	99 (16.4)	61 (19.4)	47 (18.6)	35 (18.5)	15 (12.3)	25 (13.7)	33 (9.4)	16 (23.5)
На искусственных субстратах	71 (11.7)	27 (8.5)	15 (5.9)	17 (9.0)	15 (12.3)	7 (3.8)	26 (7.4)	12 (17.6)
Эпибриофиты	23 (3.8)	6 (1.9)	12 (4.7)	1 (0.5)	—	4 (2.2)	5 (1.4)	—
Эпифитореликвиты	9 (1.5)	1 (0.3)	3 (1.2)	1 (0.5)	—	1 (0.5)	3 (0.9)	—
Эпикопрофиты	2 (0.4)	—	2 (0.8)	—	—	—	—	—
Всего видов	604	315	253	189	122	183	351	68

Примечание. В скобках приведена доля от общего числа видов лишайников в городах разных типов, %.

группа эпифитных лишайников (252 вида, 41.6 %). На третьем месте группа эпигейных лишайников (125 видов, 20.7 %). Эпиксильные и лишайники на искусственных субстратах представлены 99 видами (16.4 %) и 71 видом (11.7 %). Меньше доля эпибриофитов (23 вида, 3.8 %), эпифитореликвитов (9 видов, 1.5 %). Самая малочисленная группа эпикопрофитов насчитывает всего 2 вида (0.4 %).

Эпифитные лишайники преобладают по числу видов в мегаполисах, крупнейших, крупных, больших, средних и «бывших» городах. В малых городах на первое место выступают эпилиты, а эпифиты стоят на втором месте. Это связано с обилием каменистого субстрата в северных малых городах. В средней полосе Европейской России в малых городах мало каменистого субстрата, в них отмечается преобладание эпифитов.

Специфичные субстраты в городах

Особенностью городских условий для лишайников является наличие специфичных субстратов. К ним относятся, например, интродуцированные деревья и кустарники, плодовые деревья и кустарники, искусственные субстраты (Малышева, 1981, 1995а, 2003, 2006б; Malysheva, 1994). Одной из характерных особенностей городов Европейской России является широкое применение в озеленении интродуцентов — деревьев и кустарников родом из Северной Америки, Азии и Западной Европы. На 159 интродуцированных видах деревьев и кустарников нами выявлен 91 вид лишайника. На 54 видах экзотов из Северной Америки обнаружено 38 видов лишайников, на 69 видах деревьев и кустарников родом из Азии — 49 видов лишайников, на 36 видах из Западной Европы — 33 вида лишайников. Местные виды деревьев и кустарников (под видами местной флоры мы понимаем виды, находящиеся в пределах своего естественного ареала) заселяются лишайниками значительно лучше (252 вида лишайников). Однако роль интродуцентов в расселении лишайников на территории городов важна, поскольку экзоты могут быть представлены большим числом высаженных экземпляров. Следует особо отметить, что ареалы найденных видов лишайников значительно шире ареалов высших растений.

Видовой состав лишайников, обитающих на плодовых деревьях и кустарниках, достаточно разнообразен и насчитывает 60 видов. Наиболее часто на них произрастают лишайники, устойчивые к значительному антропогенному воздействию, такие как *Hypogymnia physodes* (L .) Nyl., *Lecanora hagenii* (Ach.) Ach., *Parmelia sulcata* Taylor, *Phaeophyscia orbicularis* (Neck.) Moberg, *Physcia stellaris* (L.) Nyl., *P. tenella* (Scop.) DC., *Scoliciosporum chlorococcum* (Graewe ex Stenh.) Vězda, *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr., *X. polycarpa* (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber. Почти все выявленные виды лишайников обнаружены в старых садах (возраст насаждений 40—50 лет), особенно на заброшенных участках. Отсутствие ухода (побелки, обрезки, механического соскабливания) способствует их развитию. Засыхающие и ослабленные деревья интенсивнее заселяются лишайниками, что согласуется с данными В. В. Голубкова (2000) о лишайниках фруктовых садов Белоруссии. Менее всего лишайников (10 видов) найдено на плодовых деревьях и кустарниках, используемых для озеленения улиц в городах и поселках.

Лишайники в городах осваивают новые экологические ниши, поселяясь на субстратах, созданных человеком (Brightman, Seaward, 1977; Christensen, 2004). Нами выявлен 71 вид, заселяющий подобные субстраты, что составляет более десятой части лихенофлоры (11.7 %). Нами выделяются 2 группы субстратов: строительные материалы и бытовые предметы. Наибольшее число видов лишайников посе-

ТАБЛИЦА 4

Распределение лишайников по искусственным субстратам

Субстраты	Число видов лишайников	Субстраты	Число видов лишайников
I. Строительные материалы		*Металл*	
Обработанная древесина		Железо (крыши, подоконники)	12
Доски (деревянные заборы)	39	Чугун (ограды)	1
Бревна	5	*Синтетические материалы (или пропитанные ими)*	
«Каменистоподобные» субстраты			
Бетон	28	Асфальт	1
Цемент	8	Пластмассы	5
Известняк (плиты)	10	Толь, рубероид	2
Строительный раствор	11		
Шифер	4	II. Бытовые предметы	
Кирпич	18	Картон	2
Туфы	4	Веревка	2

ляется на строительных материалах, широко используемых в городах: обработанная древесина (доски, бревна), «каменистоподобные» субстраты (бетон, цемент, известняк, строительный раствор, кирпич, шифер), металл (чугунные, железные перила и ограды, железные крыши) и синтетические материалы (табл. 4). Лишайники могут заселять бытовые предметы (картон, веревка), долгое время находившиеся на одном месте при достаточном увлажнении и освещении. Наиболее часто в городских условиях Европейской России подобные субстраты заселяют *Lecanora hagenii*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr., *C. vitellina* (Hoffm.) Müll. Arg., *Caloplaca holocarpa* (Hoffm.) A. E. Wade, *Xanthoria parietina.* На кирпичах часто встречается *Verrucaria muralis* Ach., на деревянных заборах *Hypogymnia physodes*, *Lecanora symmicta* (Ach.) Ach. и даже виды родов *Bryoria*, *Usnea.* На крыше из пластмассы в парке С.-Петербурга нами найден вид *Melanelia exasperatula* (Nyl.) Essl. Многое зависит от того, в каких именно условиях (парк, жилая застройка, промышленная зона) находится субстрат, на котором может поселиться лишайник. Хотя видов, приуроченных только к искусственным субстратам, нами не обнаружено, однако данная группа заслуживает особого внимания из-за распространенности данных субстратов в городах и важности их для хозяйственной деятельности человека.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубков В. В. Лишайники фруктовых садов Беларуси и биоэкологическая оценка их «вредоносности» // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность. Тр. Междунар. конф., посвящ. 100-летию организации исследований по микологии и криптогамной ботанике в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, 24—28 апреля 2000 г.). СПб., 2000. С. 316—318.

Голубкова Н. С. Анализ флоры лишайников Монголии. Л., 1983. 248 с.

Голубкова Н. С., Бязров Л. Г. Жизненные формы лишайников и лишайниковые синузии // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 6. С. 794—805.

Давыдов Е. А. Лихенофлора Северо-Западного Алтая: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2001. 23 с.

Окснер А. М. Жизненные формы лишайников // Матер. I конф. по споровым растениям: Тез. докл. Киев, 1971. С. 22—24.

Окснер А. Н. Определитель лишайников СССР. Вып. 2. Морфология, систематика и географическое распределение. Л., 1974. 284 с.

Малышева Н. В. Эпифитные лишайники на интродуцированных породах в Татарии. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1981. № 3139. 13 с.

Малышева Н. В. Лишайники арборетумов Санкт-Петербурга и его окрестностей // Бот. журн. 1995а. Т. 80. № 8. С. 54—64.

Малышева Н. В. Об экологической патоморфологии лишайников в окрестностях Санкт-Петербурга // Новости систематики низших растений. СПб., 1995б. Т. 30. С. 78—85.

Малышева Н. В. Лишайники-эпифиты культурных плодовых деревьев и кустарников Северо-Запада России // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 11. С. 61—67.

Малышева Н. В. Лишайники городов Европейской России. 1. Таксономический анализ // Бот. журн. 2006а. Т. 91. № 12. С. 1834—1841.

Малышева Н. В. Лишайники на искусственных субстратах в городах России // Бот. журн. 2006б. Т. 91. № 11. С. 1658—1671.

Малышева Н. В., Голубкова Н. С., Шмидт В. М. Лишайники Татарии. II. Экологическое распределение лишайников по субстратам. Роль субстрата в географическом распространении лишайников // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1980. № 15. С. 45—55.

Мучник Е. Э. Лихенологические исследования на территории Центрального Черноземья России (состояние вопроса) // Новости систематики низших растений. 1998. Т. 32. С. 64—72.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

Урбанавичене И. Н. Лишайники Байкальского заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1997. 18 с.

Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. М., 1981. 168 с.

Ahmadjian V. The lichen symbiosis. N. Y. etc., 1993. 250 p.

Barkman J. J. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen, 1958. 628 p.

Brightman F. H., Seaward M. R. D. Lichens on man-made substrates / Lichen ecology. Ed. by M. R. D. Seaward. 1977. P. 253—293.

Christensen S. N. Epilithic lichen vegetation of corrugated asbestos-cement roof tiles in the Copenhagen area // Graphis Scripta. 2004. Vol. 15. Hf. 1—2. P. 7—13.

Honeger R. Mycobionts: Chapter 3 // Lichen biology. Ed. T. Nash III. Cambrige Univ. Press, 1996. P. 24—36.

Malysheva N. V. Lichens on trees introduced to Russia from North America and South-East Asia // Abstr. 5th Intern. Mycological Congr. (August 14—21, 1994, Vancouver, British Columbia, Canada). 1994. P. 132.

SUMMARY

The biomorhological and ecological analyses of lichens in the cities of the European Russia are presented.

УДК 581.824.1 : 582.892 (571.63) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 1

© О. В. Бондаренко

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КСИЛОТОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ВИДОВ *ELEUTHEROCOCCUS* (*ARALIACEAE*) В ПРИМОРЬЕ

O. V. BONDARENKO. VARIABILITY OF WOOD ANATOMY FEATURES OF THE FAR EASTERN SPECIES OF *ELEUTHEROCOCCUS* (*ARALIACEAE*) IN PRIMORIE

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Факс (4232) 31-01-93
E-mail: bondarenko@ibss.dvo.ru

Поступила 04.05.2005
Окончательный вариант получен 22.03.2006

Впервые изучена онтогенетическая и эколого-географическая изменчивость анатомических признаков древесины у видов *Eleutherococcus sessiliflorus* и *E. senticosus* (*Araliaceae*) из разных точек ареала в Приморье. Уточнена и дополнена их ксилотомическая характеристика, в частности, впервые выявлено наличие спиральных утолщений на стенках сосудов, приведены количественные характеристики диаметра сосудов и пор на их стенках, размеров клеток лучей, указана форма лучевых клеток и прочее, установлено время формирования зрелой древесины.

Ключевые слова: анатомия древесины, изменчивость *Eleutherococcus sessiliflorus*, *E. senticosus, Araliaceae*, Приморье.

Повышенный интерес к аралиевым обусловлен тем, что многие виды этого семейства находят широкое применение в медицине. Тем не менее анатомия древесины представителей сем. *Araliaceae* Juss. до сих пор остается слабо изученной. В частности, из 38 видов рода *Eleutherococcus* Maxim. (Frodin, Govaerts, 2004) данные по анатомическому строению древесины приводятся только для 5, а именно *E. henryi* Oliv. (Оскольский, 1994), *E. malayanus* (M. D. Hend.) C. B. Shang (Metcalfe, Chalk, 1950; Оскольский, 1994), *E. sciadophylloides* (Franch. et Sav.) H. Ohashi (Sudo, 1959), *E. sessiliflorus* (Rupr. et Maxim.) S. Y. Hu и *E. senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim. (Гаммерман и др., 1946; Снежкова, 1978; Ворошилова, Снежкова, 1984). К тому же, согласно данным D. G. Frodin и R. Govaerts (2004), *E. malayanus* в настоящее время переведен в *Gamblea malayana* (M. B. Hend.) C. B. Shang, Lowry et Frodin, а *E. sciadophylloides* — в *Chengiopanax sciadophylloides* (Franch. et Sav.) C. B. Shang et J. Y. Huang. Следует отметить также, что даже у наиболее полно изученных видов *Eleutherococcus sessiliflorus* и *E. senticosus* в анатомических описаниях отсутствуют многие количественные характеристики и не указывается наличие тех или иных анатомических признаков, имеющих диагностическое или экологическое значение. Кроме того, у аралиевых никогда не исследовалась онтогенетическая и эколого-географическая изменчивость структурных признаков древесины, тщательное изучение которой позволяет детализировать характеристику анатомического строения, определить амплитуду изменчивости отдельных признаков, выявить закономерности и установить время формирования дефинитивной (зрелой) древесины, выявить изменения в структуре древесины, связанные с влиянием различных внешних воздействий.

Поводом для проведения данных исследований послужила проблема идентификации ископаемой древесины элеутерококка из плиоцена Южного Приморья, связанная с неполнотой анатомических описаний древесины современных аналогов. По данным Е. В. Клюйкова и В. Н. Тихомирова (1987), в настоящее время на территории российского Дальнего Востока произрастает 2 вида *Eleutherococcus* — *E. senticosus* (элеутерококк колючий) и *E. sessiliflorus* (элеутерококк сидячецветковый). Наибольшее сходство в анатомическом строении у плиоценовой древеси-

ТАБЛИЦА 1

Сравнительная характеристика анатомического строения ископаемой древесины *Eleutherococcus* aff. *sessiliflorus* (Rupr. et Maxim.) S. Y. Hu и древесины близких современных видов

Анатомические признаки	*Eleutherococcus* aff. *sessiliflorus* (Rupr. et Maxim.) S. Y. Hu	*Eleutherococcus sessiliflorus* (Rupr. et Maxim.) S. Y. Hu (Ворошилова, Снежкова, 1984; Оскольский, 1994)	*Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim. (Ворошилова, Снежкова, 1984; Оскольский, 1994)
Расположение сосудов:			
количество просветов в тангентальной полосе	1—2	1—2(3)	1—3(4)
диаметр сосудов, мкм	25—50	25—100	25—100
Перфорационная пластинка простая	+	+	+
Межсосудистая поровость:			
количество пор по ширине стенки сосуда	4—5	?	?
диаметр пор, мкм	7—8	?	?
Спиральные утолщения на стенках сосудов	+—	—	—
Лучи:			
высота, количество клеток	1—60	2—55(70)	2—80(248)
рядность, количество клеток	1—4	1—4	1—4
однорядные окончания, количество клеток	1—3	2—4	2—7
тип лучей — гетерогенные	+	+	+
Тиллы	—	+	+

Примечание. (+) — признак присутствует, (—) — отсутствует, (+—) — встречается редко, (?) — нет данных.

ны наблюдается с древесиной современного вида *E. sessiliflorus*. Тем не менее, как видно из сравнительной таблицы (табл. 1), ископаемая древесина *E.* aff. *sessiliflorus* отличается от древесины современного вида наличием отчетливых спиральных утолщений на стенках некоторых сосудов (табл. I, *5*).

Поэтому целью данной работы было уточнить и дополнить анатомическую характеристику древесины *E. sessiliflorus* и *E. senticosus*, а также проследить онтогенетическую (возрастную) и эколого-географическую изменчивость ксилотомических признаков у этих видов. В связи с этим в задачи исследования входило изучение анатомического строения древесины ствола по направлению от сердцевины к коре у *E. sessiliflorus* и *E. senticosus* из разных точек их произрастания в Приморье, выявление времени формирования зрелой древесины и наличия или отсутствия спиральных утолщений на стенках сосудов.

Материал и методика

Материалом для изучения послужили 5 модельных растений *E. sessiliflorus* (M1—M5) и 3 модельных растения *E. senticosus* (M1—M3) из разных точек ареала в Приморье (табл. 2). Границы их ареалов и точки сбора образцов древесины показаны на рисунке. Образцы древесины 2—3 см в диам. и 15—20 см дл. вырезались в основании ствола, чуть выше корневой шейки, по всему поперечному сечению у каждого из модельных растений. Для предварительной обработки древесины и изготовления из нее препаратов использовалась общепринятая в ксилотомии мето-

ТАБЛИЦА 2

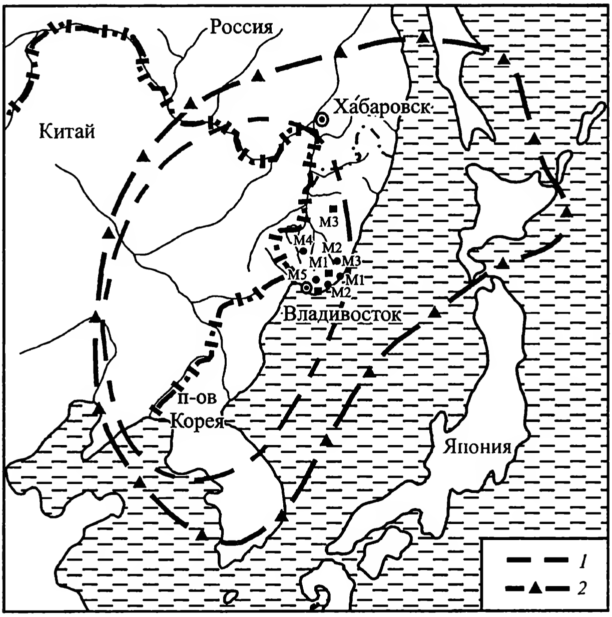
Точки сбора образцов древесины в Приморье и возраст исследованных модельных кустарников *Eleutherococcus sessiliflorus* и *E. senticosus*

Название вида	№ модельного кустарника	№ образца в коллекции	Точки сбора материала	Возраст кустарника, лет
Eleutherococcus sessiliflorus	M1	200	Шкотовский р-н, станция Анисимовка, долина р. Суходол, хвойно-широколиственный лес	8
	M2	205	Ольгинский р-н, окрестности с. Ветка, вдоль берега р. Аввакумовка, хвойно-широколиственный лес	6
	M3	212	Ольгинский р-н, окр. пос. Ольга, побережье бухты Ольга, хвойно-широколиственный лес	6
	M4	220	Кировский р-н, окрестности с. Комаровка, заросли кустарников, хвойно-широколиственный лес (самая северная точка сбора)	8
	M5	442	Окр. г. Владивостока, станция Садгород, побережье залива Петра Великого, хвойно-широколиственный лес (самая южная точка сбора)	10
Eleutherococcus senticosus	M1	216	Ольгинский р-н, окрестности пос. Ольга, побережье бухты Ольга, хвойно-широколиственный лес	10
	M2	450	Окр. г. Владивостока, ст. Чайка, побережье залива Петра Великого, хвойно-широколиственный лес (самая южная точка сбора)	11
	M3	610	Лесозаводской р-н, 2 км к югу от дер. Тургенево, дубняк, на гриве, заросли кустарников (самая северная точка сбора)	12

дика (Гаммерман и др., 1946; Яценко-Хмелевский, 1954; Ворошилова, Снежкова, 1984; Атлас..., 1991). Срезы изготавливались при помощи бритвы от руки в поперечном, радиальном и тангентальном направлениях, после чего они заключались в глицерин-желатин. Поперечный и радиальный срезы проходили через сердцевину и включали все годичные кольца по радиусу ствола, в то время как тангентальные срезы делались в каждом слое прироста. Всего было исследовано 613 тонких срезов (339 — по *E. sessiliflorus* и 274 — по *E. senticosus*). Для измерения длины элементов древесины и выявления некоторых особенностей в структуре клеточных элементов изготовлялись препараты мацерированной древесины. Для этого в каждом годичном кольце делались толстые продольные срезы, которые кипятились в смеси Шульце (Гаммерман и др., 1946; Яценко-Хмелевский, 1954). Анатомический анализ и микрофотографирование срезов проводились с помощью световых микроскопов серии «Микмед».

Результаты

Сравнительный анализ онтогенетической изменчивости структурных признаков древесины, выполненный по направлению от сердцевины к коре у *Eleutherococcus sessiliflorus* и *E. senticosus* из разных точек произрастания в Приморье, позволил выявить некоторые закономерности.



Ареалы *Eleutherococcus sessiliflorus* и *E. senticosus* и точки сбора образцов их древесины в Приморье. Точки сбора модельных кустарников: *E. sessiliflorus* (М1—М5, затемненные точки), *E. senticosus* (М1—М3, затемненные квадраты). Граница ареала: *1* — *E. sessiliflorus*, *2* — *E. senticosus*.

У обоих видов годичные кольца выражены отчетливо благодаря полоске сплюснутых элементов (табл. I, *1*—*3*). Ширина колец в ювенильной и дефинитивной древесине сильно варьирует, но в целом у изученных видов наблюдается уменьшение ширины годичных колец с возрастом (табл. 3). Переход от ранней древесины к поздней постепенный. Поздняя древесина в первых слоях прироста как у *E. sessiliflorus*, так и у *E. senticosus* занимает примерно 2/3, тогда как в дефинитивной древесине она составляет около 1/3—1/2 ширины кольца. Тем не менее очень узкие годичные кольца (около 0.09 мм шир.) почти полностью состоят из ранней древесины.

Просветы сосудов у обоих видов в 1-м годичном кольце одиночные и еще не образуют рисунка (табл. I, *1*). Начиная со 2-го кольца они группируются в тангентальные полосы. Далее постепенно увеличиваются количество просветов в тангентальных полосах, сомкнутость и диаметр сосудов. Характерный для *E. sessiliflorus* рисунок расположения сосудов в виде волнистых тангентальных полос шириной в 1—2(3) просвета устанавливается начиная с 5-го годичного кольца (табл. I, *2*), а у *E. senticosus* в виде таких же полос, но шириной 1—3(4) просвета — с 4-го годичного слоя (табл. I, *3*). Диаметр сосудов постепенно увеличивается (табл. 3), но с 5-го годичного кольца средний диаметр сосудов ранней и поздней древесины у большинства модельных растений обоих видов стабилизируется (табл. 4 и 5). Длина члеников сосудов с возрастом также увеличивается. Средняя длина члеников сосудов стабилизируется начиная с 6-го годичного слоя, как у *E. sessiliflorus* (табл. 4), так и у *E. senticosus* (табл. 5).

Межсосудистая поровость на стенках первых 1—2 сосудов вторичной ксилемы лестничная у обоих видов элеутерококка (табл. I, *8*; II, *1*). Далее поры между сосудами у *E. sessiliflorus* становятся преимущественно округлыми или овальными (реже),

ТАБЛИЦА 3

Сравнительная таблица появления некоторых структурных признаков в процессе формирования зрелой древесины у *Eleutherococcus sessiliflorus* и *E. senticosus*

Анатомические признаки	Ювенильная древесина		Дефинитивная древесина	
	E. sessiliflorus	*E. senticosus*	*E. sessiliflorus*	*E. senticosus*
Ширина годичных колец, мм:				
1-е годичное кольцо	0.5—0.7	0.2—1.5	—	—
5-е годичное кольцо	—	—	0.2—0.3	0.09—0.7
Диаметр сосудов, мкм:				
1-е годичное кольцо —				
ранняя древесина	18—45	18—42	—	—
поздняя древесина	12—30	12—36	—	—
5-е годичное кольцо —				
ранняя древесина	—	—	24—72	30—81
поздняя древесина	—	—	12—45	15—45
Диаметр пор между сосудами, мкм:				
1-е годичное кольцо	4	6	—	—
5-е годичное кольцо	—	—	—	9
6-е годичное кольцо	—	—	7	+
Максимальное количество пор по ширине стенки сосуда:				
1-е годичное кольцо	1—2	1—3	—	—
5-е годичное кольцо	—	—	7—9	7—8
Размеры клеток лучей:				
1-е годичное кольцо	18—24(30)	18—24(30—36)	—	—
5-е годичное кольцо	—	—	12—18	12—18(24)
Рядность лучей, количество клеток:				
1-е годичное кольцо	1—2	1—3	—	—
3-е годичное кольцо	—	—	—	4
4-е годичное кольцо	3	—	—	+
6-е годичное кольцо	—	—	4	+
Высота лучей, количество клеток:				
1-е годичное кольцо	17	30	—	—
6-е годичное кольцо	—	170	55(70)	—
9-е годичное кольцо	—	—	+	248

Примечание. (—) — признак не достиг максимального развития, (+) — установившийся признак, далее не изменяется.

и в количестве 1—2 поры свободно и супротивно располагаются по ширине стенки сосуда (табл. II, *3*), но к концу 1-го годичного кольца поровость становится очередной (табл. II, *2*). Поры в сближенном расположении появляются начиная с 3-го (табл. II, *6*), а в сомкнутом — с 5-го годичного кольца (табл. II, *10*). Несколько иная картина наблюдается у *E. senticosus*. У этого вида вслед за лестничной поровостью, поры между сосудами становятся овальными (преимущественно) или округлыми и в количестве 1—3 свободно и супротивно располагаются по ширине стенки сосуда (табл. II, *5*), и к концу 1-го слоя прироста поровость также становится очередной. Поры в сближенном расположении появляются начиная с 4-го (табл. II, *4*, *7*), а в сомкнутом — с 7-го годичного кольца (табл. II, *8*). Однако у *E. senticosus* в зрелой древесине наряду с овальными порами иногда встречаются лестничные (табл. II, *9*).

В целом у *E. senticosus*, в отличие от *E. sessiliflorus*, преобладает свободная (табл. II, *5*) и сближенная межсосудистая поровость (табл. II, *4*, *7*), тогда как сомк-

ТАБЛИЦА 4

Сравнительная таблица изменения некоторых количественных признаков сосудов и волокнистых элементов в процессе формирования зрелой древесины у *Eleutherococcus sessiliflorus*

Признаки	Размеры у модельных кустарников, мкм			
	M1	M2 (M3)	M4	M5
Диаметр сосудов:				
ранней древесины				
1-е годичное кольцо	34.2 ± 6.8/24—45	25.6 ± 5/18—36	25.8 ± 5.9/18—39	29.6 ± 5.4/21—39
5-е годичное кольцо	44.8 ± 8.4/30—60	36.2 ± 6/24—45	40.2 ± 7.7/27—54	46 ± 8.5/24—60
6-е годичное кольцо	45.8 ± 9.6/30—66	40 ± 6.8/30—54	48.6 ± 9.2/36—66	48.4 ± 7.3/36—72
7-е годичное кольцо	46.6 ± 10.9/33—69	—	50 ± 9.9/33—63	49.8 ± 9/36—66
поздней древесины				
1-е годичное кольцо	21.8 ± 4.8/15—30	19.8 ± 4.9/12—27	20 ± 4.6/12—27	22.2 ± 5/12—30
5-е годичное кольцо	26 ± 7.6/15—39	21.4 ± 5.5/12—30	22 ± 6.6/12—36	24.4 ± 6.7/12—36
6-е годичное кольцо	24 ± 8/12—42	23 ± 7/12—36	24.4 ± 6.7/12—36	28.2 ± 8.5/15—45
7-е годичное кольцо	27 ± 9.4/15—42	—	24.4 ± 7/12—36	28.6 ± 8.9/12—42
Длина члеников сосудов				
1-е годичное кольцо	214.8 ± 49/135—297	204.3 ± 46.8/135—297	235.7 ± 46.2/135—315	212.7 ± 38.4/144—297
5-е годичное кольцо	243.9 ± 50.2/153—387	259.8 ± 54/162—387	251.1 ± 57.2/180—387	270.6 ± 71.7/162—477
6-е годичное кольцо	270.6 ± 47.3/180—423	279 ± 61.5/180—414	282.6 ± 57.6/180—423	276 ± 60.3/162—414
7-е годичное кольцо	270.6 ± 53.8/180—387	—	287.7 ± 56.2/180—414	272.7 ± 61/162—459
Длина сосудистых трахеид				
1-е годичное кольцо	343.1 ± 40.4/288—423	347.3 ± 39.8/296—423	344.3 ± 39.3/288—396	351 ± 40.5/270—396
5-е годичное кольцо	393.1 ± 51.7/315—478	390.6 ± 32.7/306—423	395.4 ± 51.9/324—487	394.8 ± 52.8/315—487
6-е годичное кольцо	391.5 ± 55/306—478	392 ± 43.4/306—478	392.8 ± 49.3/324—487	393.8 ± 51.4/306—477
7-е годичное кольцо	392.9 ± 51.5/315—496	—	396.8 ± 53.8/324—487	396.2 ± 52.7/324—487
Длина волокнистых трахеид				
1-е годичное кольцо	230 ± 38.4/162—315	225.6 ± 40.8/162—315	229.5 ± 37.2/162—306	230.6 ± 35.9/162—306
5-е годичное кольцо	327 ± 37.4/270—396	322.5 ± 42.7/261—396	324 ± 45.3/261—405	336.6 ± 45/270—405
6-е годичное кольцо	370.7 ± 89.9/270—504	351.7 ± 68.2/270—477	387.5 ± 79.6/270—504	368 ± 93.2/261—513
7-е годичное кольцо	369.8 ± 88.6/270—495	—	382.4 ± 67.7/279—495	371.5 ± 91.2/270—513
Длина волокон либриформа				
1-е годичное кольцо	524.9 ± 73/261—675	513.7 ± 74.1/252—648	516.2 ± 59.9/252—675	510.6 ± 62.8/270—657
5-е годичное кольцо	629.2 ± 81.3/279—887	617.3 ± 100.8/270—860	609.4 ± 52.4/360—869	623.4 ± 85.8/378—860
6-е годичное кольцо	627.1 ± 65.7/279—860	618.9 ± 97.4/270—887	615 ± 68.9/378—860	621.2 ± 71.4/378—869
7-е годичное кольцо	626.8 ± 68.9/360—896	—	613.4 ± 87.5/369—887	625.2 ± 75.6/360—887

Примечание. Средняя ± ошибка/мин — макс, мкм. Модельные кустарники M2 и M3 имеют сходные значения, поэтому приведены в одной колонке.

ТАБЛИЦА 5

Сравнительная таблица изменения некоторых количественных признаков сосудов и волокнистых элементов в процессе формирования зрелой древесины у *Eleutherococcus senticosus*

Признаки	Размеры у модельных кустарников, мкм		
	М1	М2	М3
Диаметр сосудов:			
ранней древесины			
1-е годичное кольцо	33 ± 5.6/24—42	30 ± 7.5/18—42	29 ± 6.4/18—39
5-е годичное кольцо	53.4 ± 11.9/36—75	50 ± 10.3/30—66	52.8 ± 9.7/33—66
6-е годичное кольцо	56.8 ± 13.9/33—81	51.8 ± 9.7/36—72	54 ±11.3/36—75
7-е годичное кольцо	57 ± 11/36—81	52.6 ± 10.3/36—72	53.6 ± 10.8/36—72
поздней древесины			
1-е годичное кольцо	24 ± 4.8/18—33	21.8 ± 6.3/12—33	24.2 ± 5.9/15—36
5-е годичное кольцо	30.2 ± 8.3/18—42	26.8 ± 8.1/15—45	26.6 ± 6.7/15—39
6-е годичное кольцо	30.6 ± 11.3/12—45	28.7 ± 7.7/18—42	26.6 ± 7.4/15—39
7-е годичное кольцо	29.2 ± 8/18—42	27.6 ± 6.8/18—42	25.2 ± 5.9/15—36
Длина члеников сосудов			
1-е годичное кольцо	231.9 ± 56.9/135—351	214.2 ± 62.2/126—378	211.8 ± 41.2/117—288
5-е годичное кольцо	300.9 ± 67.8/171—468	270.6 ± 72.7/153—486	306.6 ± 71.9/171—432
6-е годичное кольцо	316.2 ± 74.9/171—477	288.6 ± 52.4/189—405	315 ± 71.5/171—495
7-е годичное кольцо	316.7 ± 66.8/180—468	289.7 ± 62.2/189—432	314.7 ± 75.3/171—477
Длина сосудистых трахеид			
1-е годичное кольцо	330.8 ± 37.6/270—387	333 ± 34.9/270—387	331.9 ± 35.6/261—387
5-е годичное кольцо	345.3 ± 38.1/288—396	345.4 ± 38.2/288—396	343.1 ± 42.3/270—396
6-е годичное кольцо	343.8 ± 40.4/288—423	342 ± 38.4/288—405	341.1 ± 35.6/288—396
7-е годичное кольцо	346.2 ± 40/279—405	346.5 ± 38.1/288—396	342 ± 37.1/288—405
Длина волокнистых трахеид			
1-е годичное кольцо	247.5 ± 38.1/171—324	243 ± 35.9/180—306	242.2 ± 38.4/162—324
5-е годичное кольцо	342 ± 45.3/261—423	337.6 ± 44.2/270—405	342.7 ± 37.4/270—414
6-е годичное кольцо	404.3 ± 79.6/270—504	391.8 ± 93.2/261—522	396.7 ± 89.9/270—522
7-е годичное кольцо	399.4 ± 67.7/279—513	394.6 ± 91.2/279—513	398.1 ± 84.6/270—504
Длина волокон либриформа			
1-е годичное кольцо	476.4 ± 85/351—648	478.3 ± 87.8/342—639	474.4 ± 83.7/351—648
5-е годичное кольцо	516 ± 104.2/351—693	514.9 ± 114.2/360—693	501 ± 98.4/351—693
6-е годичное кольцо	515.9 ± 101.9/369—754	512.9 ± 113.9/369—745	512.9 ± 114/369—745
7-е годичное кольцо	514.2 ± 97.6/360—745	515.3 ± 104.7/360—745	151.9 ± 101.9/369—754

Примечание. Средняя ± ошибка/мин — макс, мкм.

нутая встречается редко. У ископаемого *E.* aff. *sessiliflorus* (табл. II, *11*) из плиоцена Южного Приморья, также как и у современного *E. sessiliflorus* (табл. II, *10*), сомкнутая межсосудистая поровость преобладает.

Диаметр пор между сосудами и максимальное количество пор по ширине стенки сосуда у обоих современных видов элеутерококка сначала постепенно увеличиваются, а далее практически не изменяются (табл. 3). Перфорационные пластинки как у *E. sessiliflorus*, так и *E. senticosus* простые, располагаются на поперечных, часто скошенных, и боковых стенках сосудов (табл. I, *4*; II, *2*).

У обоих видов элеутерококка в 1-м годичном кольце на стенках сосудов первичной ксилемы, т. е. на стенках самых первых сосудов вблизи паренхимной сердцевины, еще не имеющих окаймленных пор, обнаружены вторичные спиральные утолщения (табл. I, *6*, *7*). Следующие за ними 1—2 сосуда вторичной ксилемы несут на стенках лестничные окаймленные поры и третичные спиральные утолщения (табл. I, *8*). Однако у *E. senticosus* (М1 из Ольгинского р-на) третичные спиральные утолщения обнаружены и на стенках нескольких сосудов в 8-м слое прироста, т. е. в дефинитивной древесине (табл. I, *9*). Интересно отметить, что лестничные поры в дефинитивной древесине у *E. senticosus* также были обнаружены в 8-м годичном кольце.

Сосудистые трахеиды располагаются вместе с сосудами преимущественно в поздней древесине, но отличаются от них отсутствием перфорационной пластинки. Длина сосудистых трахеид с возрастом увеличивается, но незначительно; средняя длина устанавливается начиная с 5-го слоя прироста (табл. 4 и 5).

Волокнистые трахеиды толстостенные с окаймленными мелкими порами 4—6 мкм в диам. В процессе становления зрелой древесины длина волокнистых трахеид также увеличивается. Средняя длина волокнистых трахеид у обоих видов стабилизируется с 6-го годичного кольца (табл. 4 и 5).

Волокна либриформа толстостенные с простыми, мелкими (3—4.5 мкм в диам.) порами, в однорядном расположении по длине стенки волокна. Во многих волокнах присутствуют перегородки на расстоянии 90—117 мкм друг от друга. Длина волокон либриформа с возрастом постепенно увеличивается, однако начиная с 5-го годичного слоя средняя длина волокон практически не изменяется (табл. 4 и 5).

Тяжевая паренхима у изученных видов довольно скудная. В 1-м годичном кольце паренхима диффузная (в тяже 2—3 клетки), а с 4-го кольца она становится вазицентрической (в тяже 2—5 клеток). Высота клеток тяжевой паренхимы 80—120 мкм, ширина — 10—12 мкм.

Лучи у обоих видов элеутерококка гетерогенные. На радиальном срезе лучи составлены из лежачих, стоячих и квадратных клеток (табл. I, *10*). На тангентальном срезе клетки лучей в 1-м слое прироста округло-прямоугольной формы (табл. II, *12*, *13*). Начиная с 3-го годичного кольца в дополнение к ним в многорядных лучах появляются клетки округло-квадратной и округло-многоугольной формы (табл. II, *14*). В 5-м кольце округло-квадратные и округло-многоугольные клетки составляют многорядную часть лучей, а клетки округло-прямоугольной формы образуют их однорядные окончания, которые достигают максимальной длины (2—4 клетки — у *E. sessiliflorus* и 2—7 клеток — у *E. senticosus*) в 4-м годичном кольце. Размеры клеток лучей у обоих видов с возрастом уменьшаются, но с 5-го годичного слоя они практически не изменяются (табл. 3). Поры между клетками лучей и сосудами крупные, овальные. В 1-м слое прироста они располагаются 1—3 рядами, а с 3-го кольца — 1—5 рядами по высоте стоячих клеток (табл. I, *10*, *11*).

Рядность и высота лучей у изученных видов с возрастом увеличивается (табл. 3). У *E. sessiliflorus* в 1-м годичном кольце лучи 1-рядные (табл. II, *12*) и 2-рядные (табл. II, *13*), с 4-го кольца появляются 3-рядные лучи, а лучи максимальной рядности (4-рядные) устанавливаются с 6-го годичного слоя. У *E. senticosus* 3-рядные лучи (табл. II, *14*) появляются уже в конце 1-го слоя прироста, а 4-рядные — с 3-го годичного кольца (табл. II, *15*). Максимальная высота лучей у *E. sessiliflorus* (до 55(70) клеток) устанавливается уже к 6-му слою прироста, а у *E. senticosus* (248 клеток) достигается только к 9-му годичному слою.

Обсуждение

В результате проведенного исследования уточнена и дополнена анатомическая характеристика древесины обоих дальневосточных видов элеутерококка — *E. sessiliflorus* и *E. senticosus*. В частности, впервые выявлено наличие спиральных утолщений на стенках сосудов, приведены количественные характеристики диаметра сосудов и пор на их стенках, размеров клеток лучей, а также указана форма лучевых клеток.

В ходе изучения онтогенетической изменчивости установлено, что основные диагностические признаки строения древесины *E. sessiliflorus* (табл. 6) и *E. senticosus* (табл. 7) окончательно формируются к 6-му годичному кольцу и в дальнейшем практически не изменяются, только у *E. senticosus* сомкнутая межсосудистая поровость появляется в 7-м кольце и высота лучей достигает максимального значения к 9-му годичному слою.

В результате анализа географической изменчивости выявлено, что среди модельных растений *E. sessiliflorus* наиболее выделяется М4 — из самой северной точки сбора (Кировский р-н). В отличие от других модельных растений у него несколько позже (с 6-го годичного кольца) появляется сомкнутая межсосудистая поровость, устанавливаются средний диаметр сосудов и средняя длина волокон либриформа, и кроме того не встречены настоящие 4-рядные лучи (в 8-м годичном кольце — последнем для М4 — только начинают появляться отдельные 4-рядные слои в 3-рядных лучах). Максимальная высота лучей у М4 всего 47 клеток, тогда как у остальных модельных растений она составляет 55(70) клеток. Таким образом, процесс становления дефинитивной древесины у М4 более растянут во времени, по сравнению с модельными растениями из других районов Приморского края. У М5 из самой южной точки ареала в Приморье (окрестности г. Владивостока) значительно раньше, уже во 2-м годичном кольце, появляются 3-рядные лучи, а в 8-м кольце обнаружен один луч высотой до 70 клеток. Более того, у М5 средняя длина члеников сосудов стабилизируется уже в 5-м годичном кольце (у остальных модельных растений — в 6-м кольце). Можно предположить, что ускоренному формированию дефинитивной древесины способствовал более теплый и влажный климат на юге Приморья, который, вероятно, является наиболее оптимальным для произрастания здесь *E. sessiliflorus*.

Среди изученных растений *E. senticosus* процесс становления дефинитивной древесины также более растянут во времени у кустарника из самой северной точки сбора (М3 из Лесозаводского р-на). У М3 средняя длина волокон либриформа стабилизируется несколько позже (с 6-го годичного слоя), чем у других модельных растений этого вида, 4-рядные лучи появляются только с 10-го кольца, и лучи достигают максимальной высоты к 11-му годичному кольцу. В то же время установление характерного рисунка расположения сосудов и появление 3-рядных лучей у модельных растений из самой северной (М3) и самой южной (М2) точек сбора происходят одновременно. Таким образом, у *E. senticosus* процесс становления де-

ТАБЛИЦА 6

Онтогенетическая изменчивость анатомических признаков древесины по направлению от сердцевины к коре у *Eleutherococcus sessiliflorus*

Анатомические признаки	Годичные кольца от сердцевины к коре									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Характерный рисунок расположения сосудов					-	-	-	-	-	-
Межсосудистая поровость:										
лестничная	-									
супротивная	-									
очередная —		-	-	-	-	-	-	-	-	-
свободная	-	-	-	-	-					
сближенная			-	-	-	-	-	-	-	-
сомкнутая					-	-	-	-	-	-
Максимальный диаметр пор на стенках сосудов						-	-	-	-	-
Максимальное количество пор по ширине стенки сосуда					-	-	-	-	-	-
Средний диаметр сосудов					-	-	-	-	-	-
Средняя длина:										
члеников сосудов						-	-	-	-	-
сосудистых трахеид					-	-	-	-	-	-
волокнистых трахеид						-	-	-	-	-
волокон либриформа					-	-	-	-	-	-
Простая перфорационная пластинка	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Максимальное количество рядов пор сосудисто-лучевой поровости по высоте клетки луча				-	-	-	-	-	-	-
Третичные спиральные утолщения на стенках сосудов	-									
Форма лучевых клеток:										
округло-прямоугольная	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
округло-квадратная				-	-	-	-	-	-	-
округло-многоугольная				-	-	-	-	-	-	-
Однорядные окончания многорядных лучей максимальной длины					-	-	-	-	-	-
Лучи гетерогенные	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Рядность лучей										
1-рядные	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2-рядные	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3-рядные					-	-	-	-	-	-
4-рядные						-	-	-	-	-
Максимальная высота лучей						-	-	-	-	-

Примечание. (---) — наличие признака, (▬) — время становления зрелой древесины.

финитивной древесины в самой северной точке сбора тоже более растянут во времени, тем не менее он не столь резко отличается по скорости от этого процесса у модельного растения из самой южной точки сбора, как у *E. sessiliflorus*.

Следует отметить, что дефинитивная древесина наиболее быстро формируется у M1 из Ольгинского р-на. У этого модельного растения раньше других (с 4-го годичного кольца) устанавливается характерный для данного вида рисунок расположения сосудов, 3-рядные лучи появляются уже с 1-го, а 4-рядные — с 3-го годичного кольца, а также раньше (с 9-го кольца) лучи достигают максимальной высоты и отмечены сосуды ранней древесины наибольшего диаметра (до 81 мкм). Кроме того, у M1 спиральные утолщения на стенках сосудов обнаружены и в дефинитивной древесине (в 8-м годичном слое). Таким образом, процесс становления дефинитивной древесины у *E. senticosus* протекает наиболее быстро у модельного расте-

ТАБЛИЦА 7

Онтогенетическая изменчивость анатомических признаков древесины по направлению от сердцевины к коре у *Eleutherococcus senticosus*

Анатомические признаки	Годичные кольца от сердцевины к коре									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Характерный рисунок расположения сосудов				---	---	---	---	---	---	---
Межсосудистая поровость:										
лестничная	-							-		
супротивная	---									
очередная —		---	---	---	---	---	---	---	---	---
свободная	---	---	---	---	---					
сближенная				---	---	---	---	---	---	---
сомкнутая							---	---	---	---
Максимальный диаметр пор на стенках сосудов					---	---	---	---	---	---
Максимальное количество пор по ширине стенки сосуда					---	---	---	---	---	---
Средний диаметр сосудов					---	---	---	---	---	---
Средняя длина:										
члеников сосудов						---	---	---	---	---
сосудистых трахеид					---	---	---	---	---	---
волокнистых трахеид						---	---	---	---	---
волокон либриформа					---	---	---	---	---	---
Простая перфорационная пластинка	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
Максимальное количество рядов пор сосудисто-лучевой поровости по высоте клетки луча				---	---	---	---	---	---	---
Третичные спиральные утолщения на стенках сосудов	-							-		
Форма лучевых клеток:										
округло-прямоугольная	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
округло-квадратная				---	---	---	---	---	---	---
округло-многоугольная				---	---	---	---	---	---	---
Однорядные окончания многорядных лучей максимальной длины					---	---	---	---	---	---
Лучи гетерогенные	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
Рядность лучей										
1-рядные	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
2-рядные	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
3-рядные		---	---	---	---	---	---	---	---	---
4-рядные			---	---	---	---	---	---	---	---
Максимáльная высота лучей								---	---	---

Примечание. (---) — наличие признака, (▬) — время становления зрелой древесины.

ния из Ольгинского р-на, а не из самой южной точки ареала в Приморье, как следовало бы ожидать. Возможно, для *E. senticosus* наиболее оптимальными являются более умеренные условия по сравнению с *E. sessiliflorus*. Это, по-видимому, связано с более широким и более северным распространением *E. senticosus*. Во всяком случае, этот вид заходит на север намного дальше, чем все остальные дальневосточные представители аралиевых (Нечаев, 1969; Журавлев, Коляда, 1996).

Важным результатом проведенных исследований является и то, что у всех модельных растений *E. sessiliflorus* и *E. senticosus* обнаружены отчетливые спиральные утолщения на стенках 1—2 самых первых сосудов вторичной ксилемы, а у одного из модельных растений *E. senticosus* (Ольгинский р-н) спиральные утолщения были обнаружены и в дефинитивной древесине. По данным А. А. Оскольского (1994), среди представителей сем. *Araliaceae* спиральные утолщения на стенках сосудов имеются только в древесине родов *Schefflera* J. R. et G. Forst. (виды секции *Agalma* (Mic.) Tseng et Hoo), *Astrotrichia* DC., *Pseudopanax* C. Koch и *Fatsia* Decne. et Planch. Согласно R. Viguier и H. Li, роды *Schefflera, Pseudopanax, Fatsia* и *Eleutherococcus* (*Acanthopanax*) имеют родственные связи (цит. по: Оскольский, 1994). Таким образом, наличие спиральных утолщений на стенках 1—2 первых сосудов вторичной ксилемы и в зрелой древесине, по-видимому, можно объяснить связью рода *Eleutherococcus* с вышеуказанными родами. Тем не менее пока невозможно сказать, были ли спиральные утолщения постоянным признаком у предковых форм элеутерококка и просто утрачены им в процессе эволюции (возможно, в связи с изменением климата и условий произрастания) или же они изначально отсутствовали и спорадически появлялись лишь при определенных условиях произрастания, как в случае с изученными плиоценовым *E.* aff. *sessiliflorus* и современным *E. senticosus*.

Роль спиральных утолщений, к сожалению, до сих пор окончательно не выяснена. Однако есть предположение, что спиральные утолщения способствуют повышению механической прочности или усилению водотока (Чавчавадзе, 1979). По данным этого автора, спиральные утолщения у хвойных также могут являться не только постоянным признаком, но и спорадически встречаться в различных частях годичного кольца у растений разного возраста. Тем не менее какого-либо объяснения такому спорадическому появлению спиральных утолщений в работе не приведено. Механическая функция спиральных утолщений была продемонстрирована у *Larix olgensis* A. Henry (Блохина и др., 2000). Все же наличие спорадических спиральных утолщений на стенках сосудов в зрелой древесине у одного из модельных растений современного *E. senticosus* и ископаемого *E.* aff. *sessiliflorus*, скорее всего, связано не с механической прочностью, а именно с условиями произрастания. Этот признак спорадически появляется, возможно в ответ на какие-то экстремальные условия или условия, в чем-то сходные с условиями произрастания предковых форм. Например, при кратковременной чрезмерной сухости верхнего слоя почвы спиральные утолщения действительно могли образоваться для усиления водотока.

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность зав. Лабораторией палеоботаники Н. И. Блохиной (БПИ ДВО РАН) и старшему научному сотруднику Ботанического музея А. А. Оскольскому (БИН им. В. Л. Комарова РАН) за ценные замечания и консультации в ходе исследования, зав. кафедрой ботаники С. А. Снежковой (ДВГУ) за любезно предоставленные для изучения образцы древесины, а также ведущему инженеру К. П. Новиковой (БПИ ДВО РАН) за фотопечать.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-49907).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас древесины и волокон для бумаги. М., 1992. 329 с.

Блохина Н. И., Минхайдаров В. Ю., Снежкова С. А. Анализ возрастной изменчивости анатомических признаков древесины лиственницы ольгинской и корреляция с условиями произрастания дерева // Строение, свойства и качество древесины. Петрозаводск, 2000. С. 37—40. (Матер. III Междунар. симп.).

Ворошилова Г. И., Снежкова С. А. Древесина лесообразующих и сопутствующих пород Дальнего Востока. Владивосток, 1984. 156 с.

Гаммерман А. Ф., Никитин А. А., Николаева Т. Л. Определитель древесин по микроскопическим признакам с альбомом микрофотографий. М.; Л., 1946. 143 с.

Журавлев Ю. Н., Коляда А. С. Araliaceae: женьшень и другие. Владивосток, 1996. 280 с.

Клюйков Е. В., Тихомиров В. Н. Сем. Аралиевые — *Araliaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Отв. ред. С. С. Харкевич. Л., 1987. Т. 2. С. 195—203.

Нечаев А. П. Северная граница ареалов аралиевых в Приамурье // Раст. ресурсы. 1969. Т. 5. Вып. 3. С. 348—353.

Оскольский А. А. Анатомия древесины аралиевых. СПб., 1994. 106 с. (Тр. БИН РАН. Вып. 10).

Снежкова С. А. К анатомической характеристике древесины некоторых аралиевых Приморья // Дикие и исчезающие древесные растения юга Дальнего Востока. Владивосток, 1978. С. 137—141.

Чавчавадзе Е. С. Древесина хвойных. Л., 1979. 191 с.

Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л., 1954. 337 с.

Frodin D. G., Govaerts R. World checklist and bibliography of *Araliaceae*. Kew Publishing, 2004. 456 p.

Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledones. Oxford, 1950. Vol. 2. P. 750—1500.

Sudo S. Identification of japanese hardwoods // Bull. Govt. Forest Exp. Station. Tokyo, 1959. N 118. P. 1—137. Pl. 1—36.

SUMMARY

The age and geographic variability of wood anatomy features of the Far Eastern species of *Eleutherococcus* (*Araliaceae*) are studied from the different localities of their area in Primorie. New details and more specific information about *E. sessiliflorus* and *E. senticosus* wood anatomy are given.

УДК 519.8 : 581.46 : 582.657.2 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 1

© **В. В. Чуб,[1] О. В. Юрцева[2]**

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ФОРМИРОВАНИЯ ЦВЕТКА У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *POLYGONACEAE*

V. V. CHOOB, O. V. YURTSEVA. MATHEMATICAL MODEL OF FLOWER FORMATION IN THE *POLYGONACEAE* MEMBERS

[1] Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119899 Москва, Воробьевы горы, биологический факультет МГУ, кафедра физиологии растений
E-mail: choob@ru.ru
[2] Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119899 Москва, Воробьевы горы, биологический факультет МГУ, кафедра высших растений
Факс (095) 9391827
E-mail: yurtseva@herba.msu.ru
Поступила 02.02.2006

С помощью программы «Phyllotaxis» протестированы акропетальная (А) и 3 варианта биполярной (Б) модели разметки тримерного цветка, типичного для видов *Rheum*. Структура виртуального цветка в биполярной модели была устойчива в широких пределах варьирования параметров, а при их отклонениях возникали аномальные цветки, сходные с наблюдаемыми в природе у *Rheum*. Показаны возможности изменения мерности цветка и числа тычинок в модели. Разработанная биполярная модель предполагает следующий порядок разметки полного тримерного цветка в сем. *Polygonaceae*: 1) внешний и внутренний круг околоцветника; 2) гинецей в зоне базипетальной разметки; 3) тычинки внешнего круга — в зоне акропетальной разметки, а тычинки внутреннего круга — в зоне базипетальной разметки. Разметка предшествует закладке, определяя положение органов, при этом порядок разметки и закладки не всегда совпадают.

Ключевые слова: *Rheum*, тримерный цветок, моделирование, разметка.

Разнообразие типов цветков в сем. *Polygonaceae*

В сем. *Polygonaceae* представлено большое разнообразие структурных типов цветков: околоцветник простой из 3, 4, 5, 6 или 8 листочков; андроцей состоит из одного или двух кругов тычинок. Нередко наблюдается удвоение числа тычинок, противолежащих тычинкам внешнего круга листочков околоцветника, или их полимеризация (Юрцева, Чуб, 2005). В пределах семейства встречаются цветки, характерные как для двудольных, так для однодольных. Таким образом, на примере этого семейства можно моделировать модусы преобразования цветков покрытосеменных в целом (Ronse Decraene, Smets, 1993a, b, 1996; Ronse Decraene et al., 2003).

Разнообразие цветков в сем. *Polygonaceae* можно охарактеризовать путем изменения двух основных параметров — мерности и полноты (терминологию см.: Юрцева, Чуб, 2005). Число листочков околоцветника коррелирует с числом тычинок внешнего круга андроцея, однако мерность околоцветника и гинецея изменяется независимо. Поэтому мы предложили определять мерность цветка по числу листочков околоцветника в круге. Если околоцветник 5-членный, один из листочков занимает промежуточное положение между внутренним и внешним кругом, т. е. принадлежит обоим кругам. Этот случай мы формально считаем 2.5-мерным цветком (Юрцева, Чуб, 2005). Таким образом, для сем. *Polygonaceae* характерны димерные, 2.5-мерные, тримерные и тетрамерные цветки.

Полнота характеризуется числом кругов и числом членов в круге. Полным для сем. *Polygonaceae* мы считаем цветок с двумя кругами околоцветника, парными тычинками во внешнем и одиночными — во внутреннем круге андроцея, с одним кругом плодолистиков. Таким образом, в сем. *Polygonaceae* полный цветок с мерностью n имеет формулу $P_{2n}A_{3n}G_{(n)}$: димерный цветок (n = 2) состоит из 4 листочков околоцветника, 6 тычинок, 2 плодолистиков; цветок с мерностью 2.5 — из 5 листочков околоцветника, 7—8 тычинок, 3 плодолистиков; тримерный цветок (n = 3) — из 6 листочков, 9 тычинок и 3 плодолистиков.

Изменение полноты цветка в сторону обеднения идет за счет: 1) замены пар тычинок одиночными во внешнем круге; 2) редукции внутреннего круга тычинок. Предельно обеднен тримерный цветок *Koenigia islandica* L., в котором остается внешний круг околоцветника, внутренний круг тычинок и гинецей из 3 плодолистиков (Ronse Decraene, 1989). Увеличение полноты цветка путем полимеризации андроцея наблюдается у *Calligonum*.

Число органов цветка — важный систематический признак для сем. *Polygonaceae*. Так, для членов триб *Atraphaxideae, Polygoneae, Persicarieae, Triplarideae, Coccoloboideae* из подсем. *Polygonoideae* наиболее характерны цветки с 5 листочками околоцветника и 8 тычинками (по: Takhtajan, 1997, с добавлениями по: Haraldson, 1978). Для членов подсем. *Eriogonoideae*, трибы *Rumiceae* подсем. *Polygonoideae* обычны тримерные цветки с 6 листочками околоцветника. Более редкие димерные (у *Oxyria, Rumiceae*) и тетрамерные цветки (у *Fagopyrum, Aconogonon, Persicarieae*).

Для описательных целей полезно использовать понятие типичного цветка. Для *Rheum* типичен актиноморфный полный тримерный цветок. Угол дивергенции между органами одного круга в типичном цветке равен 120°, при этом органы соседних кругов правильно чередуются (Eichler, 1878). 2.5-мерный цветок *Polygonum* часто интерпретируют, исходя из представления о генетической спирали с филлотаксисом 2/5 (Ronse Decraene, Smets, 1994).

На практике внутри рода или даже отдельного вида реализуется широкое разнообразие структур цветка. Например, у *Rheum rhabarbarum* и *Aconogonon alpinum* встречаются цветки с мерностью n = 3; 2.5; 2 и с разной полнотой, у *Persicaria hydropiper* — цветки с мерностью 2.5 и 2 (Ситников, 1991; Юрцева, Чуб, 2005). Более того, зарегистрированы переходные формы как по мерности, так и по полноте, при этом изменены углы дивергенции между органами и нарушена симметрия. Расширение выборки приводит к открытию новых форм, отличающихся от типичных. Массив накопленных данных становится громоздким и сложным для описания (Ситников, 1991). Таким образом, крайне актуальна разработка теории формирования цветка, которая позволит не только описывать найденные структуры, но и потенциальные варианты строения цветка в сем. *Polygonaceae*. Для этого перспективно использовать теорию разметки флоральной меристемы (Чуб, Пенин, 2004).

Теория разметки флоральной меристемы

Под разметкой мы понимаем процесс определения типа и положения органов цветка, предшествующих закладке. Важно, что порядок закладки и развития органов может не совпадать с порядком разметки органов. Так, при одном и том же относительном расположении органов в цветке у видов *Brassicaceae* динамика их закладки различна. Для *Iberis* характерен строго акропетальный порядок закладки: лепестки, короткие тычинки, а затем — длинные (Erbar, Leins, 1997). У *Arabidopsis* после венчика закладываются длинные тычинки, а короткие несколько запаздывают в развитии (Smyth et al., 1990). В том же порядке развивается цветок у *Fibigia* (Erbar, Leins, 1997). У *Cochlearia* весь андроцей закладывается одновременно после венчика, а у *Cardaria* — одновременно с венчиком. Любопытно, что у *Alyssum* первыми появляются примордии коротких тычинок, после них — лепестки, в последнюю очередь — длинные тычинки (Erbar, Leins, 1997).

Подчеркнем, что во всех приведенных примерах позиционная информация, полученная органами при разметке, совпадает, и мы вправе предположить, что механизм разметки цветка универсален для сем. *Brassicaceae*, несмотря на различие в динамике закладки органов.

Высказаны две гипотезы, описывающие процесс определения положения органов цветка. В соответствии с первой гипотезой определение положения органов цветка (разметка) происходит в акропетальном порядке (Wardlow, 1957). Каждый новый круг органов (листочки околоцветника, тычинки, плодолистики) должен получить сигнал из внешнего круга. По второй гипотезе в процессе развития цветка сначала детерминируется положение всех органов в пространстве, а затем закладываются соответствующие органы (Holder, 1979). Недавно для сем. *Brassicaceae* была предложена теория биполярной разметки органов цветка (Чуб, Пенин, 2004). Авторы постулировали наличие двух зон разметки в цветке — акропетальной и базипетальной — и связали их с активностью генов ABC-модели. В зоне акропетальной разметки детерминируется положение чашелистиков и лепестков (теоретически соответствует активности генов класса A), тогда как в зоне базипетальной разметки определяется положение плодолистиков и тычинок (соответствует активности генов класса C). Принципиально, что в процессе разметки между околоцветником и гинецеем возникает свободное (доступное) пространство для андроцея (частично соответствует активности генов класса B), а конфигурация этого пространства определяет число и положение тычинок.

Гипотеза биполярной разметки была исследована средствами вычислительного эксперимента (Алексеев и др., 2005). Вначале был изучен полиморфизм цветков *Arabidopsis thaliana* дикого типа и некоторых мутантов по ABC-системе. Затем авторы показали принципиальную возможность моделирования всех найденных цветков, исходя из теории биполярной разметки. Моделирование цветка с акропетальной разметкой не было успешным. К сожалению, в результате исследования не были вычислены диаграммы новых виртуальных цветков, которые можно было бы отыскать у растений, расширив выборку (Алексеев и др., 2005).

В соответствии с идеологией вычислительного эксперимента мы решили построить модель разметки типичного полного тримерного цветка в сем. *Polygonaceae* с формулой $P_{3+3}A_{6+3}G_{(3)}$, который встречается в роде *Rheum*. Такой цветок обладает рядом преимуществ, облегчающих моделирование: 1) актиноморфный, с хорошо выраженной круговой структурой; 2) полный: тычинки внешнего круга расположены парами (характерно для многих *Polygonaceae*), что позволяет моделировать процесс удвоения тычинок во внешнем круге; 3) встречается также у однодольных, в частности у *Butomus* (Singh, Sattler, 1974). Модели разметки, полученные на *Rheum*, могут пролить свет на механизмы изменения числа и положения органов в цветке однодольных.

По предварительным данным, в цветках сем. *Polygonaceae* расположение тычинок внутреннего круга андроцея коррелирует с положением гинецея, а тычинки внешнего круга располагаются преимущественно напротив внешних листочков околоцветника (Юрцева, Чуб, 2005). Мы предполагаем, что разметка флоральной меристемы идет биполярно, т. е. в двух направлениях: 1) акропетально — начиная с внешнего круга листочков околоцветника и 2) базипетально — начиная с гинецея. Однако гипотезу об униполярной акропетальной разметке цветка у гречишных нельзя отвергать a priori. Выбор между двумя гипотезами разметки (акропетальной и биполярной) можно осуществить только на основании результатов вычислительного эксперимента.

При моделировании мы поставили следующие задачи:

1. Оценить устойчивость решений, полученных на основании гипотез об акропетальной и биполярной разметке. Более устойчивой мы считаем модель, дающую типичный цветок при более широком варьировании параметров.

2. Выявить варианты строения «аномальных» форм, отклоняющихся от типичного актиноморфного тримерного цветка, при изменении параметров модели. Полученные на этом этапе диаграммы можно считать проверяемыми следствиями акропетальной и биполярной гипотез разметки.

После вычислительного эксперимента необходимо сравнить полученные структуры с наблюдаемыми на живом объекте. В качестве модельного объекта мы выбрали *Rheum*, поскольку у него часто встречаются цветки с разной мерностью и полнотой (Юрцева, Чуб, 2005). Сопоставление естественного многообразия цветков *Rheum* с виртуальными цветками обеих моделей позволит судить об адекватности гипотез о разметке цветка в сем. *Polygonaceae*.

Материал и методика

В качестве природного объекта для выявления разнообразия цветков использовали *Rheum rhabarbarum* L. и *R. tanguticum* из трибы *Rumiceae*, подсем. *Polygonoideae*. Структура цветка этих видов мало отличается. У *R. rhabarbarum* были исследованы 2 разных экземпляра из г. Дедовска (Истринский р-н Московской обл., сбор 2004 г. — 100 цветков и 2005 г. — 200 цветков) и один экземпляр из Ботанического сада МГУ (сбор 2005 г. — 90 цветков), а у *R. tanguticum* — один экземпляр, выращенный на ст. Заколпье (Гусь-Хрустальный р-н Владимирской обл., сбор 2004 г. — 245 цветков). Цветки рассматривали под бинокуляром и зарисовывали диаграммы, в которых отражали положение органов.

Для моделирования процесса разметки коллективом разработчиков была любезно предоставлена программа «Phyllotaxis» (Алексеев и др., 2005), которая основана на теории доступного пространства (Hofmeister, 1868) и ее позднейших производных (Snow, Snow, 1952), а также на теории ингибирования (Schoute, 1913). По теории W. Hofmeister (1868), новый примордий возникает только при наличии минимального пространства между уже существующими примордиями и центром меристемы. В модели объем, необходимый для разметки органа, ограничен сферой радиуса d0.

J. Schoute (1913) принадлежит теория «подавления», согласно которой центр каждого примордия выделяет ингибитор, подавляющий формирование других примордиев. Новые примордии образуются вне зоны действия ингибиторов соседних примордиев. Радиус действия ингибитора в модели обозначен как D. Алгоритм программы «Phyllotaxis» создает вокруг центра размечаемого i-го примордия (точка A_i) две окрестности: D_i-окрестность зоны ингибирования и $d0_i$-окрестность минимального объема разметки органа. $d0_i$-окрестность не имеет общих точек с D_k-окрестностями других органов (где $k < i$) и целиком принадлежит зоне меристемы, компетентной разметке органов (ограничена R_{min}, R_{max} или R3 — см. ниже). Только в этом случае в точке A_i может возникнуть орган.

В программе «Phyllotaxis» принцип доступного пространства и принцип ингибирования дополнены постулатом об экономии пространства: флоральная меристема должна быть размечена на примордии будущих органов цветка с минимальным остатком. Таким образом, алгоритм решает оптимизационную задачу по размещению примордиев на поверхности меристемы для каждого момента времени t.

Пользователь может вводить значения минимального объема, радиуса ингибирующего действия, размеров меристемы, характера и скорости ее роста, а также использовать разные зоны разметки (в зависимости от проверяемой гипотезы). На выходе модель дает для каждого момента времени (t) текущие координаты органа: номер по порядку разметки (n), угол относительно первого примордия (φ), высоту (z) и расстояние до оси меристемы (r).

Алгоритм программы аппроксимирует флоральную меристему полусферой радиуса R, который можно задавать произвольно и менять во времени с помощью параметра dR. При $dR > 0$ меристема растет пропорционально во всех направлениях. Радиусами R_{min} и R_{max} на меристеме ограничена зона акропетальной разметки. Она образует в пространстве «пояс», в котором детерминируется положение новых примордиев (далее зону акропетальной разметки будем называть «поясом»). При акропетальной разметке смещали границы «пояса» во времени, задавая $dR_{min} < 0$ и $dR_{max} < 0$, т. е. соответствующие радиусы со временем уменьшаются и границы «пояса» движутся к центральной части меристемы.

Для анализа биполярной гипотезы введена также зона базипетальной разметки, ограниченная радиусом R3. Она образует в пространстве фигуру, напоминающую «шапочку» (далее будем называть зону базипетальной разметки «шапочкой»).

При моделировании мы вводили следующие параметры (табл. 1): радиус меристемы R и скорость ее роста dR, начальный радиус органа d0, d03 и радиус зоны его ингибирующего действия D (для каждого типа органа можно задавать свои значения), размеры зоны акропетальной (R_{min}, R_{max}) и базипетальной разметки (R3), а также скорости их изменения (dR_{min}, dR_{max}, dR3). На выходе алгоритм программы «Phyllotaxis» дает текущие координаты и время разметки каждого органа, а также

ТАБЛИЦА 1

Параметры модели филлотаксиса, основанной на теории подавления (по: Алексеев и др., 2005)

Параметр	Описание параметра
Время	Условное время системы не вводится, а вычисляется. На основании внутреннего времени определяется скорость изменения параметров
R	Радиус полусферы, аппроксимирующей меристему
dR	Скорость изменения R
R_{min}	Внутренний радиус зоны, компетентной для разметки органов («пояса»)
dR_{min}	Скорость изменения R_{min}
R_{max}	Внешний радиус зоны, компетентной для разметки органов («пояса»)
dR_{max}	Скорость изменения R_{max}
d0	Радиус органа
D	Радиус зоны ингибирующего влияния органа
n	Посадка органа в зону R_{min}—R_{max}
R3	Внешний радиус зоны базипетальной разметки («шапочки»)
dR3	Скорость изменения R3
d03	Радиус органа в зоне R3
D3	Радиус зоны ингибирующего влияния органа в зоне R3
n3	Посадка органа в зону R3

диаграмму их взаимного расположения, которую можно конвертировать в графические форматы bitmap (bmp) и scalable vector graphics (svg). Для визуализации пространственного размещения органов предусмотрена возможность экспорта данных в программу 3D-StudioMAX.

Начальные допущения и требования, предъявляемые к модели цветка

Задачей вычислительного эксперимента был поиск таких значений параметров, при которых в модели расположение органов в кругах и углы дивергенции между ними близки к идеалу (типичному тримерному цветку). При моделировании цветка в сем. *Polygonaceae* мы опирались на данные разработчиков *Arabidopsis thaliana* (Алексеев и др., 2005).

Программа «Phyllotaxis» позволяет изучать одновременно влияние около 20 различных параметров. При такой сложности системы подобрать все значения параметров, которые дают удовлетворительное расположение органов, практически невозможно. Поэтому часть параметров мы не анализировали, оставив для них значения по умолчанию, предложенные разработчиками программы (Алексеев и др., 2005). Так, мы всегда принимали минимальный размер для разметки органа d0 равным 0.1. Моделирование цветка начинали, задав $R = 1$, $R_{min} = 0.7$ и $R_{max} = 0.9$. Предполагали, что флоральная меристема увеличивается в объеме только за счет роста радиуса, а апикального ее роста не происходит ($dH = 0$). Главным исследуемым параметром был радиус зоны ингибирования D, который подбирали для каждого типа органов индивидуально. Список используемых параметров дан в табл. 1.

При построении униполярной акропетальной модели использовали разметку органов только в «поясе», передвигая во времени его границы к центру меристемы. При построении биполярной модели органы размечались как в «поясе», так и в «шапочке», причем верхнюю и нижнюю границы «пояса» смещали в акропетальном направлении, а границы «шапочки» — в базипетальном. В рамках обеих моделей добивались совпадения вычисленного расположения органов с их расположением на диаграмме идеального цветка.

После этого анализировали устойчивость полученных решений, варьируя радиусы зон ингибирования D для внутреннего круга листочков околоцветника и для тычинок. Устойчивым считали такое решение, в котором углы дивергенции и распределение органов по кругам мало отличаются от типичных при широком варьировании параметров.

Вероятно, отклонения в строении цветков в природе возникают в силу того, что в живой системе невозможно точно соблюсти пропорции между объемом меристемы и размерами зон ингибирования органов. Отклонения значений D за пределы «типичного» диапазона вызывают искажения в строении виртуального цветка, которые мы расценивали как прогноз полиморфизма в модели, проверяемый наблюдением за живым материалом.

Результаты исследования

Моделирование тримерного внешнего круга околоцветника

Разметка внешнего круга околоцветника — кардинальное событие, влияющее на мерность цветка. Поэтому с самого начала было важно выбрать значения параметров так, чтобы расположение органов соответствовало тримерному кругу. Из геометрических соображений мерность первого круга должна зависеть от размеров «пояса», в котором размечаются органы (т. е. от R_{min} и R_{max}), от радиуса органа d0, от радиуса зоны ингибирования D и в меньшей степени от радиуса меристемы R, который изменяет кривизну поверхности зоны акропетальной разметки.

Мы фиксировали значение $R = 1$, считая, что все решения, полученные для других значений R, можно привести к единичному радиусу меристемы нормированием на соответствующий коэффициент. Множество решений при $R \neq 1$ считали «кратными» и не исследовали отдельно.

Постулировали, что $d0 = 0.1$ и $D = const$ для всех органов одного круга. Критерием того, что органы попали в один круг в модели, считали синхронное возникновение (рассчетный параметр t) и близкие координаты высоты (рассчетный параметр z). Круг считали n-мерным только в случае одинаковых углов дивергенции между органами, близких к 360°/n.

Для достижения мерности, равной n, подбирали соотношение параметров R_{min} и R_{max} и D. Разность значений R_{max} и R_{min} составляла 0.2 единицы, что позволяло поместить только один ряд органов радиуса $d0 = 0.1$ внутри «пояса». Очевидно, что при значениях $2D > R_{max}$ в пределах «пояса» в круге можно разместить не более одного органа (формально мерность равна 1), а при уменьшении параметра D мерность круга растет. Значения $D < d0$ не имеют смысла, так как при таких малых значениях зона ингибирования вообще не влияет на расположение органов.

Результаты вычислительного эксперимента по подбору мерности внешнего круга органов приведены в табл. 2. Были найдены значения, при которых в круг помещается 3 органа, но критерию одинаковых углов дивергенции удовлетворяли не все решения.

Для дальнейшего моделирования тримерного цветка мы выбрали границы «пояса» $R_{min} = 0.7$ и $R_{max} = 0.9$, поскольку при бóльших значениях из-за увеличения кривизны меристемы происходит аномальная разметка в базипетальном направ-

ТАБЛИЦА 2

Влияние соотношения размеров зоны акропетальной разметки (R_{min}—R_{max}) и радиуса зоны ингибирования (D) на максимальное число органов в круге

R_{min}—R_{max}	D										
	2.0	1.8	1.6	1.4	1.2	1.0	0.8	0.6	0.4	0.2	0.1
0.8—1.0	1	2	2	**3**	**3**	4	6	8	10	17	26
0.7—0.9	1	1	1	2	**3**	4	5	6	9	16	24
0.6—0.8	1	1	1	1	2	**3**	4	5	8	14	21
0.5—0.7	1	1	1	1	1	2	**3**	4	7	12	18
0.4—0.6	1	1	1	1	1	1	2	4	5	10	15
0.3—0.5	1	1	1	1	1	1	1	2	4	8	12
0.2—0.4	1	1	1	1	1	1	1	1	**3**	5	9
0.1—0.3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	**3**	5
0—0.2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2

Примечание. Жирным шрифтом выделены решения для тримерного круга.

лении, а при меньших — сокращается пространство для разметки органов цветка в центре меристемы. После этого значения D ингибирующей зоны подбирали более точно, добиваясь углов дивергенции между органами 120°. Значение D, удовлетворяющее этим условиям, оказалось равным 1.23. В этом случае по окружности меристемы на равном расстоянии друг от друга помещались 3 листочка околоцветника. Тримерность внешнего круга околоцветника автоматически определяла тримерность внутреннего круга околоцветника, но значения радиусов зон ингибирования для листочков внутреннего круга околоцветника D могли быть равны или меньше этих значений.

Униполярная модель с акропетальной разметкой органов цветка (А). Согласно этой модели, все органы возникают только в «поясе», верхняя граница которого перемещается к меристеме за счет уменьшения R_{min}. Предполагали, что флоральная меристема по мере разметки растет изодиаметрически от начального значения $R = 1$ со скоростью $dR = 0.5$.

В соответствии с рассматриваемой моделью в программе «Phyllotaxis» был задан следующий порядок разметки органов:

1) сначала в «поясе» происходит разметка положения листочков внешнего круга околоцветника, затем — листочков его внутреннего круга;

2) далее в «поясе», верхняя граница которого перемещается вверх, осуществляется разметка положения тычинок;

3) наконец, в верхней части «пояса», который почти доходит до верхушки меристемы, осуществляется разметка положения примордиев плодолистиков.

Такой порядок разметки органов совпадает с наблюдаемым порядком развития органов цветка (рис. 1, *а*).

В целях постепенного сокращения верхней границы «пояса» с начальным радиусом $R_{min} = 0.7$ задавали отрицательные значения для dR_{min}, что обеспечивало приближение верхней границы зоны акропетальной разметки к центру меристемы. Во время разметки листочков внешнего круга околоцветника значение dR_{min} составляло –0.10, при детерминации положения листочков внутреннего круга околоцветника $dR_{min} = -0.15$, при разметке тычинок и до конца вычислительного эксперимента $dR_{min} = -0.25$. Значения R_{max} задавали константными и равными 0.9.

Для трех листочков околоцветника во внешнем круге задавали диаметры зон ингибирования $D = 1.23$. Для примордиев плодолистиков приняты значения $d0 = 0.1$

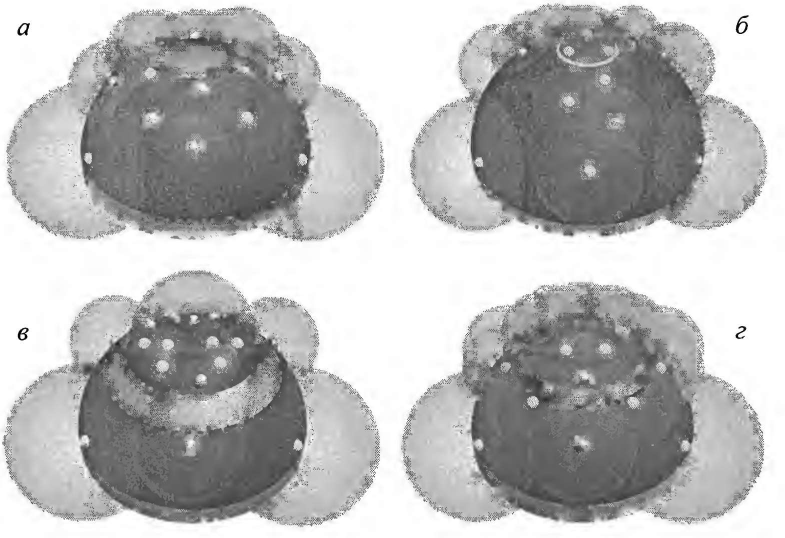


Рис. 1. Модели разметки органов цветка.

а — униполярная акропетальная (А); *б—г* — варианты биполярной модели (Б), отличающиеся по месту разметки андроцея: *б* — в «пояс» (Б1); *в* — в «шапочку» (Б2); *г* — в «пояс» и в «шапочку» (Б3). Во всех вариантах листочки околоцветника размечаются акропетально в «пояс», а плодолистики — базипетально в «шапочку».

и радиусы зон их ингибирования D = 0.5. Эти значения позволяют разместить 3 плодолистика в центре флоральной меристемы (см. ниже).

В ходе эксперимента значения диаметров зон ингибирующего влияния для листочков внутреннего круга околоцветника меняли от 0.3 до 1.1, а для тычинок — от 0.1 до 1.3.

В рамках униполярной акропетальной модели типичный тримерный цветок удалось получить лишь при очень узких значениях параметров D. Для листочков околоцветника внутреннего круга это значение D = 0.5, для тычинок — D = 0.6 или 0.7 (рис. 2, *а*).

При иных значениях D листочков внутреннего круга околоцветника и тычинок типичное парное расположение тычинок во внешнем круге андроцея нарушается (рис. 2, *а*, на сером фоне). Одна из тычинок в паре смещается из внешнего круга к центру меристемы, поскольку не хватает места, чтобы расположить тычинки бок о бок. Форма гинецея в данной модели зависит от положения зон ингибирования примордиев тычинок, а стало быть, от их значений D. Гинецей может иметь форму правильного треугольника (в типичном случае), неправильного треугольника или даже вогнуто-двугранную форму (рис. 2, *а*).

Биполярная модель разметки органов цветка (Б). В соответствии с этой моделью был задан следующий порядок разметки органов (рис. 1, *б—г*):

1) сначала в «поясе» идет разметка положения листочков внешнего круга околоцветника, затем — листочков его внутреннего круга;

2) далее в зоне базипетальной разметки («шапочке») идет разметка положения примордиев плодолистиков;

3) разметка положения тычинок осуществляется в последнюю очередь.

Число и положение листочков внутреннего круга околоцветника зависит от мерности и положения органов его внешнего круга. Следует отметить, что значения D < 1.23 для листочков внутреннего круга на мерность не влияют.

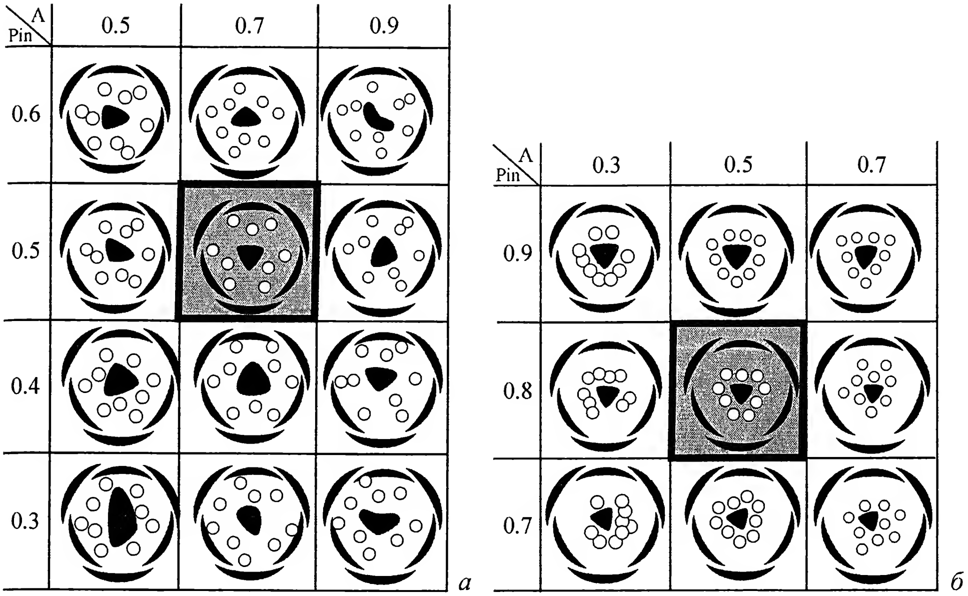


Рис. 2. Диаграммы типичного тримерного цветка *Rheum* (на сером фоне) и отклонений, полученные в рамках двух моделей.

а — униполярной акропетальной (А) и *б* — биполярной с базипетальной разметкой андроцея в «шапочке» (Б2). По оси абсцисс — радиус зон ингибирования D тычинок, по оси ординат — радиус зон ингибирования D листочков околоцветника внутреннего круга.

Этап разметки гинецея в зоне базипетальной разметки (в «шапочке») определяет типичную структуру цветка в биполярной модели (Б). Мерность гинецея находилась в зависимости от отношения размеров зон ингибирования D плодолистиков к размеру зоны базипетальной разметки («шапочки») радиуса R3. Радиусы «шапочки» R3 и зон ингибирования D вокруг плодолистиков подбирали таким образом, чтобы в «шапочку» поместилось 3 плодолистика, правильно чередующихся с листочками внутреннего и противолежащих листочкам внешнего круга околоцветника. Предварительно значения D для внешнего и внутреннего круга околоцветника приняли равными 1.23 и 0.8. Выяснили, что чем больше D плодолистиков, тем больше должен быть размер шапочки R3 для размещения трех плодолистиков при условии, что «шапочка» не растет (dR3 = 0) (табл. 3). Видно, что минимальный радиус «шапочки» R3 должен быть ⩾ 0.3. Если принять для плодолистиков D = 0.5, то 3 плодолистика помещаются в «шапочку» с радиусом R3 = 0.5. Задавая скорость роста «шапочки» dR3 = 0.5, можно разместить три плодолистика с D = 0.5 в «шапочке» с меньшими первоначальными размерами (R3 = 0.3).

Варианты биполярной модели разметки. Для дальнейшего анализа мы выбрали значения радиуса меристемы R = 1, положение «пояса» с $R_{min} = 0.7$ и $R_{max} = 0.9$ и радиус «шапочки» R3 = 0.3 при dR = 0.5 или R3 = 0.5 при dR = 0. Радиус зон ингибирования для листочков околоцветника внешнего круга приняли равным D = 1.23, а для плодолистиков — D = 0.5. Именно при таких значениях параметров на флоральной меристеме возникает оптимальная конфигурация свободного пространства для размещения андроцея. Исследуемыми параметрами были размеры ингибирующей зоны D тычинок и листочков внутреннего круга околоцветника. Для листочков околоцветника внутреннего круга меняли D в пределах от 0.5 до 1.1. Для тычинок варьировали этот параметр от 0.1 до 1.3.

ТАБЛИЦА 3

Влияние соотношения радиуса зоны базипетальной разметки (R3) и радиуса зоны ингибирования (D3) на максимальное число плодолистиков в круге

R3	D3						
	0.1	0.2	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7
0.1	1	1	1	1	1	1	1
0.2	2	1	1	1	1	1	1
0.3	**3**	**3**	2	1	1	1	1
0.4	9	5	**3**	**3**	2	1	1
0.5	12	6	5	**3**	**3**	2	1
0.6	16	9	6	5	**3**	**3**	**3**
0.7	18	11	8	6	5	**3**	**3**

Примечание. Жирным шрифтом выделены решения для тримерного гинецея. Приведены данные для цветка со значениями $R_{min} = 0.7$, $R_{max} = 0.9$, $D = 1.23$ и $D = 0.8$ для листочков внешнего и внутреннего круга листочков околоцветника. Значение R3 при посадке оставалось константным.

Пространство между околоцветником и гинецеем можно размечать разными способами.

Б1) — все тычинки размечаются в акропетальном порядке в зоне акропетальной разметки («поясе»). Для этого необходимо перемещение границ «пояса» в направлении к верхушке меристемы ($dR_{min} < 0$), при этом границы «шапочки» неизменны ($R3 = 0.5$; $dR3 = 0$) (рис. 1, *б*).

Б2) — андроцей размечается целиком в зоне базипетальной разметки (в «шапочке») после посадки в эту зону гинецея. При этом принимали $R3 = 0.3$ и перемещали границы «шапочки» вниз со скоростью $dR3 = 0.5$. Этот вариант должен наилучшим образом согласовываться с ABC-моделью генетического контроля развития цветка (Чуб, Пенин, 2004) (рис. 1, *в*).

Б3) — промежуточный вариант разметки. Часть членов андроцея размечается в акропетальном порядке в «поясе», а остальные тычинки — в базипетальном порядке в «шапочке». Для построения этого варианта модели смещали границы «шапочки» вниз со скоростью $dR3 = 0.5$. При этом выяснилось, что границы «пояса» и «шапочки» слишком быстро сближаются друг с другом. Чтобы освободить пространство меристемы для роста «шапочки», мы смещали вниз также и границы «пояса» со скоростями $dR_{min} = 0.25$ и $dR_{max} = 0.25$ (рис. 1, *г*).

Вариант Б1 оказался неудовлетворительным. Хотя число тычинок, заполняющих свободное пространство андроцея, соответствует формуле цветка *Rheum*, их расположение на виртуальных диаграммах не идеально. Тычинки внешнего круга лежат парами напротив листочков внутреннего круга (но не внешнего, как должно быть у *Rheum*). Можно ожидать, что тычинки внутреннего круга будут правильно чередоваться с ребрами гинецея, и тогда угол дивергенции внутреннего круга будет правильно чередоваться с ребрами гинецея, а угол дивергенции органов в соседних кругах составит 60°. Действительно, при малых значениях D для тычинок угол дивергенции между органами внутреннего круга андроцея и ребрами гинецея стремится к 60°. Но тогда тычинки внешнего круга приближаются к медианам листочков внутреннего круга, чего не должно быть. Если подбирать значения параметров так, чтобы пары тычинок внешнего круга располагались как можно ближе к медианам листочков внешнего круга (как в типичном цветке *Rheum*), положение тычинок внутреннего круга отклоняется от идеального (до 15°). Таким образом, получить приемлемое расположение обоих кругов андроцея в рамках вычислительного эксперимента не удалось.

В варианте Б2, лучше всего соответствующем АВС-модели, тычинки, как и плодолистики, размечаются только в зоне «шапочки». Вначале R3 принимали равным 0.3 и устанавливали скорость перемещения границы «шапочки» dR3 = 0.5. При этом положение «пояса» накладывало существенное ограничение: свободное пространство между гинецеем и околоцветником не заполнялось тычинками полностью. Для оптимального заполнения этого пространства мы отодвигали границы «пояса» вниз со скоростями $dR_{min} = dR_{max} = 0.25$.

Мы получили лишь одно приемлемое решение для типичного тримерного цветка при радиусах зон ингибирования: D = 0.8 для листочков внутреннего круга и D = 0.5 для тычинок (рис. 2, *б*). Увеличение D тычинок до 0.7 приводило к разметке двух тримерных внутренних кругов андроцея и удвоению тычинок во внешнем круге. Уменьшение этого параметра до 0.3 заставляет тычинки сильно отклоняться от типичных положений. Увеличение зон ингибирующего влияния внутренних листочков околоцветника до D = 0.9 и выше ведет к тому, что пары тычинок оказываются во внутреннем круге, а внешний круг андроцея состоит из одиночных тычинок, противолежащих листочкам внешнего круга. При уменьшении D листочков внутреннего круга происходит отклонение углов дивергенции между ребрами гинецея и листочками околоцветника (рис. 2, *б*). Таким образом, полученное решение (Б2) для типичного цветка устойчиво при тех же отклонениях параметров, что и униполярная акропетальная модель (А).

Наиболее удачным оказался вариант биполярной разметки Б3, когда тычинки внешнего круга размечаются в «поясе», а тычинки внутреннего круга размечаются в «шапочке». На рис. 3 приведены диаграммы виртуальных тримерных цветков, отражающие расположение органов в зависимости от значений радиуса зон ингибирования D листочков внутреннего круга (ось ординат) и тычинок (ось абсцисс). Типичные цветки отмечены серым фоном, а полученное множество решений обведено сплошной линией. Видно, что типичная структура реализуется при широком варьировании радиусов зон ингибирования D. Для листочков внутреннего круга околоцветника D может изменяться от 0.7 до 1.0, а для тычинок — от 0.3 до 0.8 (рис. 3). Принимая центр представленного множества решений за усредненный типичный цветок, мы получим наиболее устойчивое решение при следующих значениях D: для внешних листочков околоцветника — 1.23, для внутренних листочков — 0.85, для тычинок — 0.6, для плодолистиков — 0.5. Из рис. 3 видно, что отклонения значений параметров на 30—60 % от указанных значений не приводят к существенным изменениям в расположении органов (Yurtseva, Choob, 2005). Таким образом, полученное решение (Б3) обладает наибольшей устойчивостью (ср. рис. 2, *а*, *б* и 3).

Прогноз отклоняющихся типов цветка. В качестве проверяемых следствий из полученных моделей использовали нарушения структуры цветка. Теоретически к ним могут привести два независимых процесса: 1) сокращение числа органов за счет сокращения времени разметки (исчезают органы, размечающиеся в модели последними); 2) колебания каждого параметра за пределы допустимых значений. Мы предположили, что малые отклонения от параметров типичного решения встречаются чаще, поэтому структуры виртуальных цветков, прилегающие к зоне типичных решений, легче обнаружить на живом материале.

Униполярная модель разметки цветка в сем. *Polygonaceae* (А) предсказывает, что наиболее частый тип нарушений — цветки с неполным гинецеем, так как гинецей размечается в последнюю очередь. Расположение органов аномальных цвет-

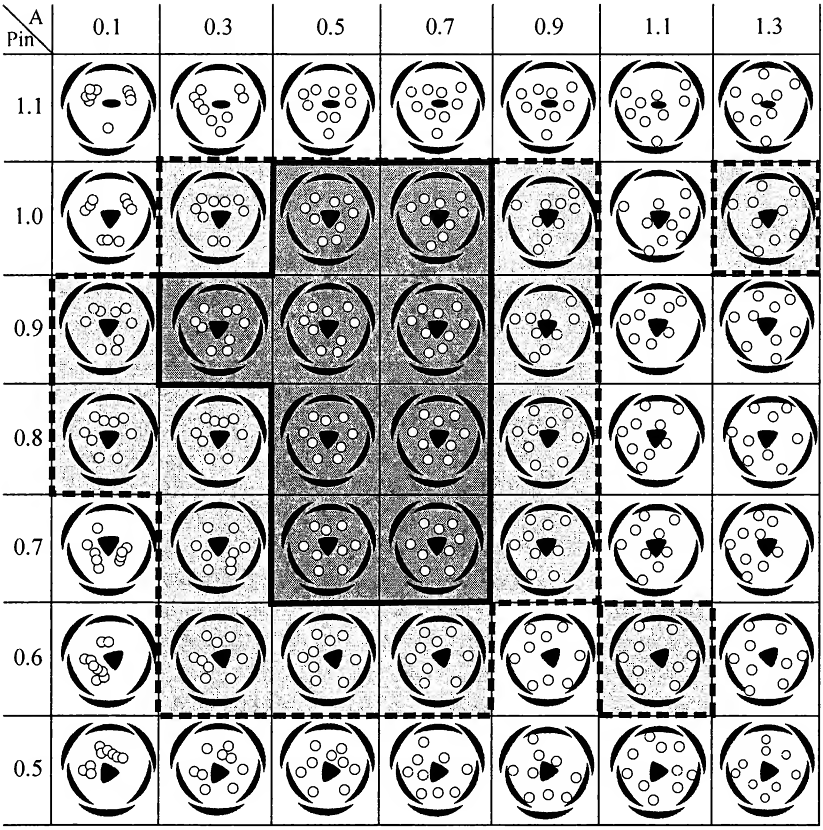


Рис. 3. Диаграммы типичных тримерных цветков *Rheum* и отклонений, полученные в модели биполярной разметки с акробазипетальным порядком разметки тычинок (Б3).

По оси абсцисс — радиус зон ингибирования D тычинок, по оси ординат — радиус зон ингибирования D листочков околоцветника внутреннего круга. Типичные цветки отмечены темно-серым фоном и обведены сплошной линией. Цветки с отклонениями в структуре, найденные также в природном материале, отмечены светло-серым фоном и обведены пунктиром.

ков, возникающих в результате отклонения параметров D, предсказанных в рамках этой модели, показано на рис. 2, *а*.

Вариант биполярной модели разметки (Б3), в котором внешний круг андроцея размечается в «поясе», а внутренний — в «шапочке», в качестве частой аномалии предсказывает утрату одной/нескольких тычинок внутреннего круга, поскольку в виртуальном цветке именно эти тычинки размечаются последними. При отклонении значений D также возникают отклонения в положении органов, отмеченные на рис. 3. Кроме того, в варианте биполярной модели (Б3) возможен еще один тип нарушений — изменение порядка разметки. Так, на завершающем этапе тычинки размечаются или в «поясе», или в «шапочке», в зависимости от наличия доступного пространства на меристеме. Тогда выпадать могут тычинки внешнего круга.

Анализируя конкурирующие модели (А) и (Б3), мы получили различающиеся спектры диаграмм аномальных цветков. Далее мы должны были изучить отклонения в структуре цветков на живом материале и сравнить их с предсказаниями обеих моделей разметки.

Природный полиморфизм цветков Rheum. У исследованных образцов *Rheum* полные тримерные цветки, т. е. типичные, мы наблюдали с разной частотой. Так, у *R. tanguticum* типичными оказались 89.8 % из 245 цветков. У одного экземпляра *R. rhabarbarum* из г. Дедовска полные тримерные цветки составили 87.5 % из 200 цветков, тогда как у другого — только 21 % из 100 цветков. В соцветии *R. rhabarbarum* из Ботанического сада МГУ 43.3 % из 90 цветков были типичными, т. е. у *Rheum* типичные цветки далеко не всегда преобладали в природном материале. Возможно, доля типичных цветков зависит от индивидуальных особенностей растения и/или от погодных условий сезона. Интересно, что на отдельных веточках соцветия отклонений не было вообще, а на других мы наблюдали только аномальные цветки. Следовательно, разнообразие цветков зависит также от положения их в соцветии.

Для проверки теоретически разработанных моделей наиболее ценны цветки, уклоняющиеся от типичных. Было выявлено более 60 различных вариантов строения цветка. Отметим следующие явления, приводящие к отклонению структуры цветков от нормы.

1. Изменение мерности кругов гинецея и/или кругов листочков околоцветника (не всегда мерность околоцветника и гинецея совпадала).
2. Асимметрия гинецея, которую можно отнести к недоразвитию отдельных плодолистиков.
3. Срастание/расщепление одноименных органов — тычинок, листочков околоцветника (считать ли наблюдаемый процесс срастанием или расщеплением, зависит от направления прочтения морфологического ряда).
4. Изменение полноты цветков, выражающееся в изменении числа тычинок.
5. В качестве редкой аномалии зарегистрированы цветки с единым околоцветником и двумя гинецеями (свободными или сросшимися), что можно рассматривать либо как фасциацию флоральной меристемы, либо как срастание двух цветков.

У двух образцов — *Rheum rhabarbarum* (г. Дедовск, Истринский р-н Московской обл., сбор 2004 г.) и *R. tanguticum* (станция Заколпье, Гусь-Хрустальный р-н Владимирской обл., сбор 2004 г.) — было исследовано разнообразие по мерности и полноте. У экземпляра *R. rhabarbarum* из 25 типов цветков с тримерным околоцветником 23 имели тримерный гинецей и 2 — димерный. Из 25 типов цветков с 5 листочками околоцветника у трех был тетрамерный гинецей, у 11 — тримерный и у 9 — димерный. Из 7 типов цветков с димерным околоцветником у двух был тетрамерный гинецей, у трех — тримерный, у двух — димерный.

При моделировании мы не ставили задачу получить виртуальные цветки с измененной мерностью, поэтому из всего массива данных по аномальным цветкам мы выбрали тримерные, отличающиеся от типичных по полноте и/или по расположению органов.

Для контраста можно рассмотреть вариабельность у экземпляров *R. tanguticum* (как наиболее стабильный с преобладанием типичных цветков) и у *R. rhabarbarum* из г. Дедовска (наименее стабильный с преобладанием аномальных цветков).

У *R. tanguticum* наиболее часто выпадала одна из тычинок внутреннего круга. Было найдено 10 таких цветков (4 % от общего числа). У одного цветка (из 245) появилась дополнительная тычинка во внутреннем круге. Отмечен случай, когда вместо тычинки во внешнем круге возникал филамент. Остальные аномалии касались изменения мерности и срастания/расщепления листочков околоцветника. Интересно отметить, что нам встретились 4 аномальных цветка с 5 листочками околоцветника (1.6 %). Доля отклонений по мерности цветка (6.5 %) была того же порядка, что и доля отклонений по полноте (4.9 %).

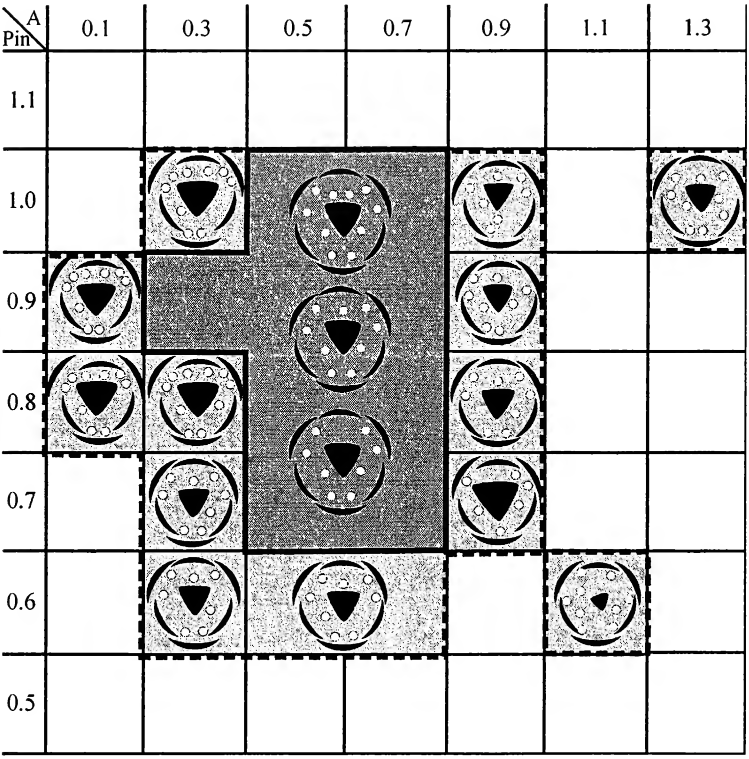


Рис. 4. Диаграммы реальных цветков *Rheum*, совпадающие с виртуальными структурами, полученными в биполярной модели с акро-базипетальным порядком разметки андроцея (Б3).

В центре — типичный тримерный цветок и варианты с наличием/отсутствием лишней тычинки. По периферии — варианты с отклоняющимся расположением органов.

У *R. rhabarbarum* из г. Дедовска число тычинок у тримерных цветков варьировало сильнее. На выборке из 100 цветков мы нашли 26 случаев недоразвития тычинок: в 4 цветках не хватало тычинок внутреннего круга, в 15 цветках — тычинок внешнего круга и в 7 цветках — тычинок как внешнего, так и внутреннего круга. Появление двух тычинок вместо одной во внутреннем круге у тримерных цветков мы отметили лишь один раз (рис. 4, в центре наверху). Цветки с мерностью, отличающейся от 3, встретились в 52 % случаев. Чаще встречались цветки с 5 листочками околоцветника (более 25 % от общего числа). Доля отклонений по полноте среди тримерных цветков составила 27 %.

Обсуждение результатов

Построение вычислительной модели разметки типичного тримерного цветка для сем. *Polygonaceae* мы проводили четырьмя способами:

(А) — все органы размечаются в акропетальном порядке (униполярная модель);

(Б1) — околоцветник и все тычинки размечаются в акропетальном порядке, а гинецей — в базипетальном;

(Б2) — околоцветник размечается в акропетальном порядке, а все тычинки и гинецей — в базипетальном;

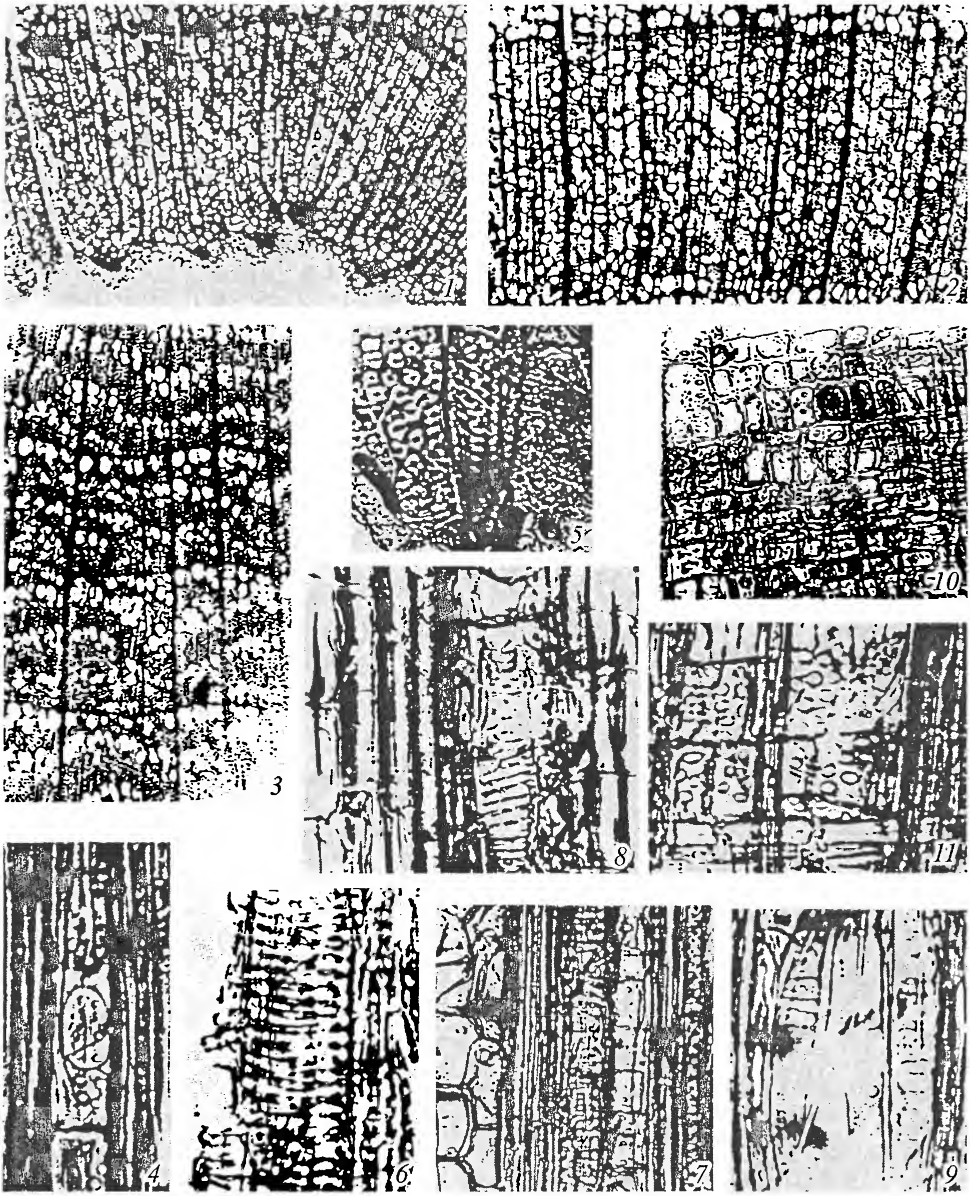


Таблица I. *Eleutherococcus sessiliflorus* (*1*, *2*, *7*, *8*, *11*); *Eleutherococcus senticosus* (*3*, *4*, *6*, *9*, *10*); *Eleutherococcus* aff. *sessiliflorus* (*5*).

Срезы: *1—3* — поперечный; *4—11* — радиальный. *1* — расположение сосудов в 1-м годичном кольце; *2*, *3* — характерный рисунок расположения сосудов; *4* — простая перфорационная пластинка; *5* — спиральные утолщения на стенке сосуда в зрелой древесине; *6—7* — вторичные спиральные утолщения на стенках сосудов первичной ксилемы; *8* — лестничные поры и третичные спиральные утолщения на радиальных стенках самых первых сосудов вторичной ксилемы; *9* — третичные спиральные утолщения на стенках сосудов зрелой древесины; *10* — гетерогенный луч; *11* — поры между сосудами и клетками луча. Увеличение: *1*, *2*, *3* — ×18; *7*, *10* — ×103; *4*, *5*, *8*, *9*, *11* — ×165; *6* — ×413.

К с. 105

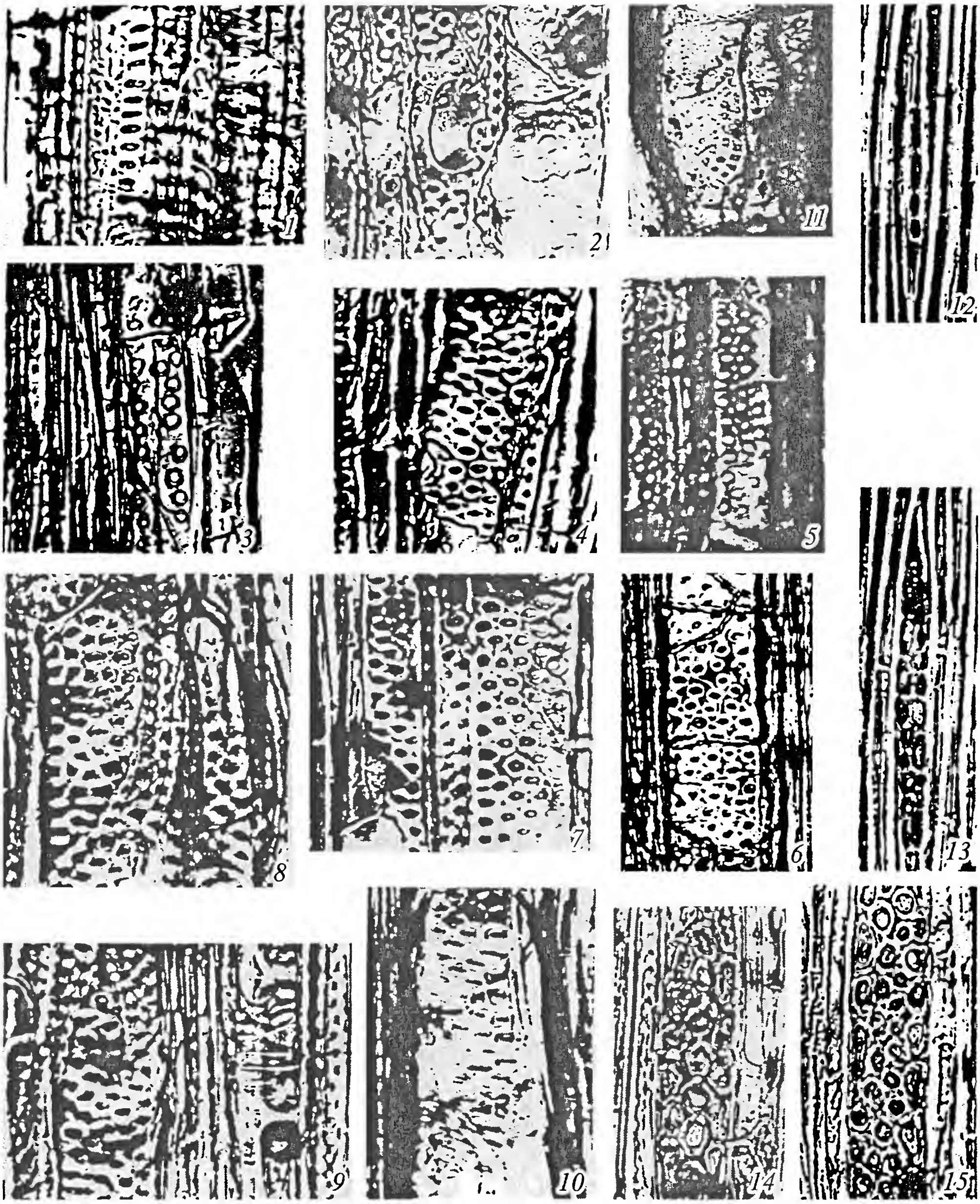


Таблица II. *Eleutherococcus sessiliflorus* (*2*, *3*, *6*, *10*, *12*, *13*, *14*); *Eleutherococcus senticosus* (*1*, *4*, *5*, *7*, *8*, *9*, *15*); *Eleutherococcus* aff. *sessiliflorus* (*11*).

Срезы: *1—11* — радиальный; *12—15* — тангентальный. *1* — лестничные поры на радиальных стенках самых первых сосудов вторичной ксилемы; *2—11* — межсосудистая поровость; *12—15* — 1-, 2-, 3- и 4-рядные лучи. Увеличение: *1—15* — ×165.

(Б3) — околоцветник и часть тычинок размечаются в акропетальном порядке, а гинецей и часть тычинок — в базипетальном.

Три последние модели относятся к биполярному варианту разметки.

Уже на стадии моделирования стало понятно, что модель (Б1) не дает удовлетворительного решения для типичного тримерного цветка, тогда как в остальных вычислительных экспериментах приемлемые решения были получены. Тест на устойчивость структуры виртуального цветка к варьированию параметров показал, что униполярная модель (А) и биполярная модель с базипетальной разметкой всех тычинок и гинецея (Б2) обладают малой устойчивостью: при отклонениях D на 0.1—0.2 единицы от подобранных значений структура цветка заметно искажалась. Биполярная модель с двунаправленным порядком разметки тычинок (Б3) дала наилучший результат, устойчивый при широких пределах значений D для внутренних листочков околоцветника и тычинок (рис. 3).

Прогностическая сила моделей

Адекватность модели разметки органов цветка природному алгоритму тестируется при сравнении решений, близких к типичным в модели, и реального многообразия аномальных цветков. Примем, что нарушение структуры цветка происходит не только при варьировании соотношений параметров D, но и при изменении времени и/или порядка разметки. Тогда наиболее частым отклонением в полноте цветка должно оказаться исчезновение органов, размечающихся в последнюю очередь.

Униполярная акропетальная модель (А) предполагает, что самое частое отклонение — исчезновение плодолистиков, биполярная модель с базипетальной разметкой андроцея (Б2) — предсказывает наиболее частую редукцию внешних тычинок, тогда как модель с двунаправленной разметкой тычинок (Б3) предусматривает при преждевременной остановке разметки в «шапочке» редукцию внутреннего круга тычинок, а при сокращении времени разметки в «поясе» — редукцию внешнего круга тычинок.

У *Rheum* не наблюдается уменьшения числа плодолистиков при неизменном числе и положении тычинок. В неполных тримерных цветках отмечено выпадение тычинок как внешнего, так и внутреннего круга. Все эти факты указывают на прогностическую несостоятельность униполярной модели (А) и варианта (Б2) биполярной модели.

Далее мы сопоставили уклоняющиеся тримерные цветки, зарегистрированные у *Rheum*, с диаграммами виртуальных цветков всех моделей. При этом обращали внимание на относительное положение органов, а различие в числе тычинок считали несущественным (как правило, полнота аномальных цветков у *Rheum* ниже). Оказалось, что уклоняющиеся варианты виртуального тримерного цветка, полученные в модели акропетальной разметки (А) и в двух вариантах биполярной модели (Б1 и Б2), не совпадают с реальными цветками.

В варианте с двунаправленной разметкой тычинок (Б3) при небольших отклонениях параметров D диаграммы виртуальных цветков (рис. 3, обводка пунктиром) соответствовали вариантам, встреченным в природе (рис. 4). В рамках модели Б3 при увеличении значений D для внутренних листочков околоцветника до 1.1 (рис. 3) в виртуальных цветках нарушается расположение тычинок, а гинецей становится димерным. Адекватность модели Б3 подтверждается независимым изменением мерности околоцветника и гинецея у *Rheum*.

Подводя итог, отметим, что наибольшая устойчивость структуры виртуального цветка, а также наилучшее совпадение прогноза и наблюдаемых аномалий строения цветка у *Rheum* свойственны модели биполярной разметки органов цветка с разметкой тычинок как в «поясе», так и в «шапочке» (БЗ). Таким образом, наиболее вероятен следующий сценарий разметки органов тримерного цветка у представителей сем. *Polygonaceae.*

1. Разметка листочков внешнего круга околоцветника в зоне акропетальной разметки (определяет мерность околоцветника).
2. Разметка листочков внутреннего круга околоцветника в «поясе» (определяет положение и иногда мерность гинецея).
3. Разметка плодолистиков в «шапочке» (вместе с зонами ингибирования околоцветника определяет конфигурацию свободного пространства для андроцея).
4. Двунаправленная разметка тычинок: внешний круг размечается в зоне акропетальной разметки вместе с околоцветником, внутренний — в зоне базипетальной разметки вместе с гинецеем.

Именно при таком порядке разметки возможно независимое изменение мерности гинецея и околоцветника, корреляции в числе и положении тычинок внутреннего круга/гинецея, внешнего круга тычинок/листочков околоцветника, отмеченные ранее (Юрцева, Чуб, 2005).

Проблема удвоения тычинок внешнего круга андроцея

У большинства цветков *Rheum*, как у многих *Polygonaceae*, против листочков внешнего круга околоцветника располагается пара тычинок, но иногда — одна (например, у *Pterostegia*). У *Calligonum*, наоборот, мы видим полимеризацию андроцея за счет увеличения числа тычинок во внешнем круге. Парное расположение тычинок во внешнем круге у *Polygonaceae* объясняли расщеплением примордиев (Čelakovsky, 1899) или их конгенитальным удвоением (Payer, 1857; Eichler, 1878; Dammer, 1889; Gross, 1913; Jaretzky, 1925). L. G. Bentham (1837) и E. Saunders (1939) объясняли парное расположение тычинок внешнего круга пространственным сдвигом. L.-P. Ronse Decraene и E. Smets (1993a, b, 1996) полагали, что такой сдвиг произошел в результате перестройки двух внешних кругов андроцея в один при превращении исходно спирального цветка с полимерным андроцеем в циклический тримерный цветок.

В рамках предложенной модели разметки (БЗ) мы можем дать новое объяснение парного расположения тычинок внешнего круга, которое определяется конфигурацией доступного пространства для разметки органов андроцея. При росте меристемы в местах контакта зон ингибирования двух кругов листочков околоцветника образуется 6 «углов» (сайты разметки тычинок, см.: Юрцева, Чуб, 2005). Размеры сайтов разметки тычинок зависят от соотношения значений D листочков внешнего и внутреннего круга.

Если диаметры зон ингибирования D тычинок велики, сайты разметки способны вместить лишь одиночные тычинки. Если зоны ингибирования D примордиев тычинок относительно малы, в сайтах разметки тычинок размещаются пары органов, так что во внешнем круге андроцея оказывается 6 тычинок. При дальнейшем уменьшении D для тычинок в модели наблюдается полимеризация андроцея: в трех сайтах разметки тычинок размещается множество органов. Таким образом, разработанная модель разметки цветка позволяет предложить механизм изменения числа тычинок, не привлекая гипотезу об изменении числа кругов андроцея. Она близка к гипотезам расщепления и конгенитального удвоения примордиев тычинок.

Отметим, что в виртуальных цветках при переходе от одиночных тычинок к парным наблюдаются сдвиги тычинок, которые можно интерпретировать как «компрессию» двух соседних кругов. Однако в полученном морфологическом ряду виртуальных цветков органы, которые теоретически мы должны отнести к одному кругу, часто располагаются на разных расстояниях от центра и на разной высоте, т. е. формально к одному кругу не относятся. Таковы цветки, полученные при варьировании значений D тычинок от 0.9 к 0.5 в ряду значений D = 0.9 для внутреннего круга околоцветника (рис. 3). При этом гипотеза об исходно спиральном расположении органов у *Polygonaceae* (Ronse Decraene, Smets, 1993a, b, 1996) не подтверждается моделью.

Наша интерпретация включает в себя как элементы гипотезы расщепления/конгенитального удвоения, так и гипотезы полициклического происхождения парных тычинок внешнего круга. В рамках построенной математической модели нельзя рассматривать эти гипотезы как альтернативные — они дополняют друг друга. Можно сказать, что в модели одно и то же изменение структуры цветка может достигаться разными путями. L.-P. Ronse Decraene и E. Smets (1993a) предлагают разделять случаи расщепления, которые ведут к замене одного примордия двумя (dedoublement), и случаи пространственного сдвига, приводящего к парному размещению тычинок во внешнем круге (spatial shifts). В нашей модели цветка *Polygonaceae* не удалось резко противопоставить эти явления: переход от одиночных тычинок внешнего круга к парным всегда сопровождался сдвигами органов.

Гипотезу о расщеплении органов мы не можем тестировать, так как она выходит за рамки постулатов, принятых в алгоритме программы «Phyllotaxis».

Моноциклия и обмоноциклия
как результат изменения параметров в модели

Положение и число тычинок внутреннего круга андроцея определяется наличием свободного места на границе «шапочки» и «пояса» (зон базипетальной и акропетальной разметки). Тычинки внутреннего круга размечаются в «шапочке», занимая свободные места против граней гинецея, поэтому их число равно числу граней — 2 или 3.

Для изменения полноты мы взяли модель тримерного цветка *Rheum* (Б3), уменьшили диаметр зон ингибирования тычинок D и увеличили скорость роста флоральной меристемы, границ «пояса» и «шапочки». Оказалось, что при этом в виртуальных цветках можно разместить много тычинок, что соответствует полимерии андроцея у *Calligonum*.

Напротив, при большом диаметре зон ингибирования D тычинок, медленном росте флоральной меристемы и недостатке/сокращении свободного пространства для андроцея тычинки размечаются в меньшем числе. При соответствующих изменениях параметров мы получили цветки с 6 тычинками в двух кругах: 3 против внешних листочков околоцветника и 3 против граней гинецея (как у *Pterostegia*).

Если зоны ингибирования D для тычинок слишком велики и/или места для их посадки не хватает, тычинки против листочков околоцветника внешнего круга или против граней гинецея в модели вовсе не размечаются. Для предельных случаев уменьшения полноты путем выпадения тычинок внешнего или внутреннего круга введены понятия моноциклии и обмоноциклии. Если в цветке имеются только тычинки, противолежащие листочкам околоцветника внешнего круга, это явление моноциклии (*Nemacaulis*). Если же имеются только тычинки, противолежащие листочкам околоцветника внутреннего круга, это явление обмоноциклии (*Leptogonum*) (Ronse Decraene, Smets, 1993b).

Если верно представление о том, что расположение филломов на оси зависит от объема апикальной меристемы (Бернье и др., 1985), то мерность цветка должна зависеть от относительных размеров флоральной меристемы и примордиев будущих листочков околоцветника в момент их разметки (Юрцева, Чуб, 2005). С увеличением абсолютного диаметра флоральной меристемы и/или при уменьшении абсолютных размеров примордиев будущих листочков околоцветника мерность должна возрастать, с уменьшением размеров меристемы и/или с увеличением размеров примордиев органов — падать. С помощью программы «Phyllotaxis» мы можем проверить эту гипотезу в применении к цветкам *Rheum* и построить ряд виртуальных переходных форм от одной мерности к другой.

Взяв за основу построенную модель (Б3) типичного полного тримерного цветка, мы одновременно изменяли размеры меристемы R и положение зон акропетальной и базипетальной разметки органов — «пояса» и «шапочки» (напомним, что для типичного цветка были приняты $R = 1$, $R_{min} = 0.7$ и $R_{max} = 0.9$). Параметры зон ингибирования D для разных органов не меняли. По предварительным результатам, смещение «пояса» к апексу при $R_{min} = 0.5$ и $R_{max} = 0.7$ и уменьшение радиуса R флоральной меристемы до 0.9 и 0.8 приводили к возникновению виртуальных цветков с мерностью $n = 2.5$ и $n = 2$ соответственно. При увеличении радиуса меристемы R до 1.2 при $R_{min} = 0.88$, $R_{max} = 1.08$ модель давала типичный тетрамерный цветок. Действительно, у *Rheum* часты уклонения, связанные с изменением мерности как в сторону увеличения до $n = 4$, так и в сторону уменьшения до $n = 2.5$ и $n = 2$, причем мерность околоцветника и гинецея у *Rheum* может изменяться независимо. Эти явления требуют дальнейшего более детального исследования.

Благодарности

Авторы выражают признательность разработчикам за предоставление программы математического моделирования «Phyllotaxis»: Д. В. Алексееву, Т. А. Ежовой, В. Н. Козлову, В. Б. Кудрявцеву, М. В. Носову, А. А. Пенину, К. Г. Скрябину, В. В. Чубу, С. В. Шестакову, О. А. Шульге. Благодарим М. С. Левину и Д. С. Слосинову за техническую помощь, оказанную при выполнении работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев Д. В., Ежова Т. А., Козлов В. Н. и др. Закономерности разметки органов цветка *Arabidopsis thaliana*. Математическое моделирование // Докл. АН. 2005. Т. 401. № 4. С. 570—573.

Бернье Ж., Кине Ж.-М., Сакс Р. Физиология цветения. Т. 2. Переход к репродуктивному развитию. М., 1985. 316 с.

Ситников А. П. Изменчивость репродуктивных структур в роде *Polygonum* L. и у других представителей семейства *Polygonaceae* Juss.: Дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1991. 179 с.

Чуб В. В., Пенин А. А. Структура цветка *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.: разметка положения органов // Онтогенез. 2004. Т. 35. № 4. С. 280—284.

Юрцева О. В., Чуб В. В. Структурные типы цветков *Polygonaceae* и пути их преобразования: данные к построению модели развития цветка // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110. № 6. С. 40—52.

Bentham G. On the *Eriogoneae*, a tribe of the order *Polygonaceae* // Trans. Linn. Soc. London. 1837. Vol. 17. P. 401—420.

Čelakovsky L. J. Ueber achtzählige Cyklen pentamer veranlagter Blüthen // Jahrb. Wiss. Bot. Leipzig, 1899. Bd 33. S. 368—416.

Dammer U. Zur Morphologie der Eriogonum // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1889. Bd 7. S. 383—387.

Eichler A. W. Blütendiagramme. Leipzig, 1878. T. 2. 575 S.

Erbar C., Leins P. Different patterns of floral development in whorled flowers, exemplified by *Apiaceae* and *Brassicaceae* // Int. J. Plant Sci. 1997. Vol. 158. Suppl. 6. P. 49—64.

Gross H. Beiträge zur Kenntnis der Polygonaceen // Bot. Jahrb. Syst. 1913. Bd 49. Hf. 2. S. 243—348.

Haraldson K. Anatomy and taxonomy in *Polygonaceae* subfam. *Polygonaceae* Meisn. emend. Jaretzky R. // Acta Univ. Upsalensis. Symbolae botanicae Upsalensis. 1978. T. 22. N 2. P. 1—95.

Hofmeister W. Allgemeine Morphologie des Gewache // Handbuch der Physiologischen Botanik. 1868. Bd 1. S. 405—664.

Holder N. Positional information and pattern formation in plant morphogenesis and a mechanism for the involvement of plant hormones // J. Theor. Biol. 1979. Vol. 77. P. 195—212.

Jaretzky R. Beiträge zur Systematik der Polygonaceen unter Berücksichtigung des Oxymethylanthrachinon — Vorkommens // Feddes Repert. 1925. Vol. 22. P. 49—83.

Payer J. B. Traité d'organogénie compare de la fleur. Paris, 1857. 748 p.

Ronse Decraene L.-P. The flower of *Koenigia islandica* L. // Watsonia. 1989. Vol. 17. P. 419—423.

Ronse Decraene L.-P., Smets E. F. Dedoublement revised: towards a renewed interpretation of the androceium of the *Magnoliophytina* // Bot. J. Linn. Soc. 1993a. Vol. 113. N 1. P. 103—124.

Ronse Decraene L.-P., Smets E. F. The distribution and systematic relevance of the androecial character polymery // Bot. Journ. Linn. Soc. 1993b. Vol. 113. N 4. P. 285—350.

Ronse Decraene L.-P., Smets E. F. Merosity in flowers: origin, definition and taxonomic significance // Plant Syst. and Evol. 1994. Vol. 191. P. 83—104.

Ronse Decraene L.-P., Smets E. F. The morphological variation and systematic value of stamen pairs in the *Magnoliatae* // Feddes Repert. 1996. Vol. 107. N 1—2. P. 1—17.

Ronse Decraene L.-P., Soltis P. S., Soltis D. E. Evolution of floral structures in basal angiosperms // Int. J. Plant Sci. 2003. Vol. 164. P. S329—S363.

Saunders E. R. Floral morphology. Vol. 2. Cambridge, 1939. 609 p.

Schoute J. C. Beitrage zur Blattstellunglehre Theorie // Rev. Trav. Bot. Neerl. 1913. Vol. 10. P. 153—339.

Singh V., Sattler R. Flower development of *Butomus umbellatus* // Can. J. Bot. 1974. Vol. 54. P. 223—230.

Smyth D. R., Bowman J. L., Meyerowitz E. M. Early flower development in *Arabidopsis* // Plant Cell. 1990. Vol. 2. P. 755—767.

Snow M., Snow R. Minimum areas and leaf determination // Proc. Roy. Soc. London, 1952. Vol. 144B. P. 222—229.

Takhtajan A. L. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 663 p.

Wardlaw C. W. The floral meristem as a reaction system // Proc. Roy. Soc. Edinb. 1957. Vol. 66. P. 394—408.

Yurtseva O. V., Choob V. V. Flower structure and its morphological transformation in *Polygonaceae* // Abstr. XVII Int. Bot. Congr. Vienna, Austria. 17—23 July 2005. P. 324.

SUMMARY

The program «Phyllotaxis» was used for calculative experiment to build a model of typical trimeric flower in *Rheum* (*Polygonaceae*). This algorithm exploits the principles of available space, of mutual primordium inhibition and of space economy. A meristem is approximated by a hemisphere 2R in diameter, organ primordia are represented as spheres with a radius d0, each primordium is surrounded by inhibitory zone with a radius D. The floral meristem is divided into zones competent to organ placement, delimited by radii Rmin, Rmax and R3. In calculative experiment two competing hypotheses of flower spatial pattern formation were tested: (A) acropetal model — all the flower organs appear sequentially toward the meristem apex, and (B) bipolar model — tepals are placed first, followed by carpels and stamens at last. Bipolar model was subdivided into variants: (B1) all the stamens are placed in the zone of acropetal patterning together with tepals; (B2) all the stamens are placed in the zone of basipetal patterning together with gynoecium; (B3) the outer whorl of androecium is placed in the acropetal zone, whereas the inner stamen whorl is placed in the basipetal zone. We have successfully created the virtual flowers, typical of *Rheum*, based on A, B2 and B3, but failed, if B1 postulation was accepted. Evaluating the stability of the models we modified the diameter of inhibitory zones (parameter D) for the inner tepals and for the stamens. In B3 model typical trimeric flower demonstrates maximal stability, but A and B2 models were sensitive to minor fluctuations of D. Then we assumed, that the abnormalities in flower structure could be simulated *in silica* as deviations from the parameters of typical flower or as a reduction in time of patterning. We created the spectra of virtual abnormal flowers and compared them with the observed spectrum of flower variability in *Rheum*. The natural polymorphism of *Rheum* flower was satisfactory approximated by bipolar model B3, i. e. B3 model provides the best prognosis. We propose the following scenario of flower patterning: 1) outer whorl of tepals is placed in acropetal patterning zone, determining the flower merosity; 2) inner whorl is placed, creating the datum vertices for gynoecium; 3) carpels are placed in basipetal patterning zone, delimiting (together with tepals) the available space for androecium; 4) the inner whorl of stamens is placed to basipetal patterning zone, and the outer whorl is created in acropetal patterning zone. This scenario foregoes the development of floral organ primordia. Exploiting the proposed model we were able to build the Polygonaceous flowers of various merosity (dimeric, tetrameric and 5-tepaled). The mechanisms leading to paired stamens in outer whorl of androecium and polyandry in *Polygonaceae* are discussed.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.757.2 (57)

© К. С. Байков

КОНСПЕКТ РОДА *EUPHORBIA* (*EUPHORBIACEAE*) СЕВЕРНОЙ АЗИИ

K. S. BAIKOV. SYNOPSIS OF THE GENUS *EUPHORBIA* (*EUPHORBIACEAE*) IN THE NORTHERN ASIA

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (383) 330-19-86
E-mail: kbaikov@mail.ru
Поступила 22.02.2005
Окончательный вариант получен 29.03.2006

Приведен конспект видов рода *Euphorbia* L., распространенных в Северной Азии, включающий 61 вид, которые объединены в 21 ряд, 11 подсекций, 8 секций, 2 подрода. Уточнена номенклатура таксонов, типификация названий, выверены списки синонимов. Изменен объем вида *E. humifusa* Willd.: в Северной Азии его замещает *E. pseudochamaesyce* C. A. Mey. Установлено новое приоритетное название *E. taquetii* Léveillé et Vaniot (1908) вместо *E. savaryi* Kiss. (1921). Впервые для Северной Азии приводятся *E. rossica* P. Smirn. и *E. leoncroizatii* (Hurusawa) Oudejans, а также забытый вид *E. distincta* Stschegleew из Восточного Казахстана, недавно описанный из Восточной Европы *E. korshinskyi* Geltm. и новый вид *E. kalbaensis* Baikov et I. Khan из Казахстана. Выполнена лектотипификация названий 7 видов: *E. pseudochamaesyce* C. A. Mey., *E. maculata* L., *E. fischeriana* Steud., *E. blepharophylla* Ledeb., *E. mandshurica* Maxim., *E. lunulata* Bunge, *E. andrachnoides* Schrenk. Изменено авторство названий трех видов: *E. blepharophylla* Ledeb., *E. latifolia* Ledeb., *E. subcordata* Ledeb. Приведены сведения по классическому местонахождению, распространению в административных районах Северной Азии и за ее пределами. Уточнены границы подсекций и рядов; ряд *Leptocaula* Geltm. принят в узком смысле; описаны новые ряды *Latifoliae* и *Subcordatae* и новая разновидность *E. tshuensis* var. *tuvinica*.

Ключевые слова: систематика, таксономия, номенклатура, тип, распространение, Северная Азия, *Euphorbia*.

Изложенный ниже конспект молочаев (*Euphorbia* L.) Северной Азии представляет собой результат таксономической обработки этой группы видов. Наиболее важные вопросы, касающиеся названий и их авторства, обсуждаются в примечаниях. Для каждого вида указаны классическое местонахождение, типовые образцы (среди них — выбранные автором лектотипы), сведения по распространению в Северной Азии (по административным районам) и за ее пределами. Северная Азия принята в физико-географических границах (Сочава, Тимофеев, 1968), к ней отнесены: Сибирь, российский Дальний Восток, северная и восточная часть Казахстана, северные районы Монголии, пограничные с ними территории Китая (Синьцзян-Уйгурский авт. р-н). Пересмотрены границы надвидовых групп, описаны два новых ряда: *Latifoliae* и *Subcordatae* (секция *Esula*, подсекция *Esulae*).

Genus *Euphorbia* L., 1753, Sp. Pl.: 450; id., 1754, Gen. pl., ed. 5 : 208.
Lectotypus (Millspaugh, 1909; Hitchcock, Green, 1930): *E. antiquorum* L.

Subgen. 1. *Chamaesyce* Pers., 1806, Syn. Pl. 2, 1 : 15; Байков, 1994, Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., отд. биол. 99, 6 : 127; Гельтм., 1996, во Фл. Вост. Евр. 9 : 285. — *Euphorbia* subgen. *Chamaesyce* Raf., 1817, Amer. Mont. Mag. 2, 2 : 119, nom. superfl.

(typus: *E. supina* Raf. = *E. maculata* L.); Wheeler, 1943, Amer. Midl. Nat. 30 : 488; Кузманов, 1963, Изв. Бот. инст. Бълг. Акад. Наук, 12 : 112; Прох., 1964, Новости сист. высш. раст. [1] : 236. — *Chamaesyce* S. F. Gray, 1821, Nat. Arr. Brit. Pl. 2 : 260; Прох., 1933, Сист. обз. молоч. Ср. Аз.: 14. — *Euphorbia* sect. *Chamaesyce* Reichenb., 1832, Fl. Germ. Exc.: 755. — *Xamesike* Raf., 1838, Fl. Tell. 4 : 115. — *E.* subgen. *Chamaesyce* (S. F. Gray) House, 1924, Bull. New York State Mus. 254 : 5, nom superfl.; Прох., 1949, во Фл. СССР, 14 : 482.

Typus: *E. chamaesyce* L.

Sect. 1. *Anisophyllum* (Haw.) Roep., 1828, l. c.: 412; Boiss., 1862, l. c.: 11, s. str. — *Anisophyllum* Haw., 1812, Syn. Pl. Succ.: 159; id., 1819, Syn. pl. succ.: 175; Klotzsch, 1860, Abh. Phys. Kl. Akad. Wis. Berl.: 247. — *Euphorbia* sect. *Anisophyllum* (Haw.) Roep., 1828, in Duby, Bot. Gall. 1 : 412; Turcz., 1856, Fl. Baic.-Dahur. 2, 2 : 83; Boiss., 1862, in DC., Prodr. 15, 2 : 11; Pax, 1890—1891, in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3, 5 : 104. — *E.* sect. *Anisophyllum* (Haw.) Dumort., 1827, Fl. Belg.: 87, nom. nud.

Lectotypus (Wheeler, 1941 : 111): *E. peplis* L.

1. *E. pseudochamaesyce* C. A. Mey., 1843 (1842), Index Sem. Hort. Petrop. 9 : 73; Ledeb., 1850, Fl. Ross. 3 : 557; Turcz., 1856, l. c.: 83; Литв., 1922, в Списке раст. Герб. русск. фл. 8 : 95; Крылов, 1935, Фл. Зап. Сиб. 8 : 1863. — *E. chamaesyce* var. *pilosa* C. A. Mey., 1833, Fl. Alt. 4 : 196. — *Chamaesyce pseudochamaesyce* (C. A. Mey.) Kom. et Alissova, 1925, Мал. Опред. раст. Дальн. кр.: 286; Ком. и Алисова, 1932, Опред. раст. Дальн. кр. 2 : 706. — *Chamaesyce humifusa* (Willd.) Prokh., 1927, Изв. АН СССР, 20 : 195. — *C. humifusa* var. *pilosa* (C. A. Mey.) Hara, 1935, Journ. Jap. Bot. 11 : 510. — *C. humifusa* var. *pseudochamaesyce* (C. A. Mey.) Hurusawa, 1954, Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo, sect. 3, 6, 6 : 291. — *E. thymifolia* auct. non L.: Thunb., 1784, Fl. Jap.: 196. — *E. humifusa* auct. non Willd.: Boiss., 1862, l. c.: 30; Ком., 1904, Фл. Маньч. 2 : 685; Крылов, 1909, Фл. Алт. и Томск. губ. 5 : 1186; Байков, 1994, во Фл. Сиб. 10 : 57.

Описан из Сибири и Китая («in Sibiria meridionali atque in Mongolia chinensi»). Lectotypus (Baikov, hoc loco): In rupestribus inter Buchtarminsk et Woronenskoi. leg. Karelin et Kiriloff a. 1840 (LE!).

Россия: Омская обл., Алтайский край, Республика Алтай, Красноярский край, Хакасия, Тува, Иркутская обл., Бурятия, Читинская обл., Якутия (юж. часть), Хабаровский край, Амурская обл., Приморский край. Казахстан: Восточно-Казахстанская обл. Монголия. — Средняя Азия.

2. *E. maculata* L., 1753, Sp. Pl.: 455; Boiss., 1862, l. c.: 46; Прох., 1949, цит. соч.: 494; он же, 1964, цит. соч.: 237; Вороб., 1966, цит. соч.: 256; A. R. Smith a. Tutin, 1968, in Fl. Europ. 2 : 216; Ворош., 1982, Опр. раст. сов. Дальн. Вост.: 387; Безделева, 1991, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 5 : 180; Гельтм., 1996, цит. соч.: 286. — *Tithymalus maculatus* Moench, Meth.: 666. — *Anisophyllum maculatum* (L.) Haw., 1812, l. c.: 162; id., 1819, l. c.: 179. — *Xamesike maculata* (L.) Raf., 1840, Autikon Bot.: 97. — *Chamaesyce maculata* (L.) Small, 1903, Fl. Southeast. U. S.: 703.

Описан из Сев. Америки («in America septentrionali»). Lectotypus (Baikov, hoc loco): Herb. Linn. No. 630.11 (LINN, photo LE!).

Россия: Приморский край (заносн.: Воробьев, 1966; Ворошилов, 1982; Безделева, 1991). — Зап. и Вост. Европа (заносное), Кавказ (заносное), Средиземноморье (заносное), Малая Азия (заносное), Сев. Америка.

Subgen. 2. *Esula* Pers., 1806, Syn. Pl. 2 : 14; Wheeler, 1943, l. c.: 488; Прох., 1964, цит. соч.: 228; Байков, 1994, цит. соч.: 122; Гельтм., 1996, цит. соч.: 270. — *Tithymalus* Tourn. ex Scop., 1772, Fl. Carn., ed. 2, 1 : 332; Прох., 1933, цит. соч.: 33. — *Euphorbia* sect. *Tithymalus* Tourn. ex Roep., 1828, l. c.: 412. — *Tithymalus* subgen. *Para-*

lias Raf., 1838, l. c.: 115. — *Euphorbia* sect. *Tithymalus* (Scop.) Boiss., 1862, l. c.: 10, 99, nom. superfl. — *E.* subgen. *Paralias* (Raf.) Prokh., 1949, цит. соч.: 308, он же, 1964, цит. соч.: 228.

Typus: *E. esula* L.

Подрод *Esula* соответствует роду *Tithymalus* Scop., к которому следует относить многочисленные его виды в случае разделения *Euphorbia* s. l. на несколько более мелких и естественных родов. Секцию *Tithymalus* Tourn. ex Roep. нельзя однозначно приравнивать подроду *Esula*, как это сделал Я. И. Проханов (1964), поскольку данная секция описана по небольшому числу видов во флоре Франции. Подрод *Esula* нельзя считать эквивалентным подроду *Paralias* (Raf.) Prokh., поскольку в этот подрод Rafinesque поместил только виды с гладкими коробочками (*T. paralias*, *T. gerardii*, *T. dendroides*, *T. linearis*, *T. rosea*, *T. helioscopia*, *T. paniculata* и др.). Указание на расширенное понимание Прохановым подрода *Paralias* не исправляет ситуацию, поскольку к подроду *Esula*, согласно диагнозам Рафинеска, должны быть отнесены и другие подроды *Tithymalus*: *Tulocarpa*, *Tuloisia*, *Xarakias*, *Pithiusa*. В этой связи будет правильным синонимизировать с подродом *Esula* весь род *Tithymalus*, а не отдельную его часть.

Sect. 2. *Peplus* Lázaro, 1896, Compend. Fl. Esp. 2 : 282; Прох., 1964, цит. соч.: 235; Гельтм., 1996, цит. соч.: 278; он же, 2000, Новости сист. высш. раст. 32 : 100. — *Tithymalus* Scop. sect. *Cymatospermum* Prokh., 1933, цит. соч.: 151 (typus: *E. falcata* L.). — *Euphorbia* subgen. *Paralias* (Raf.) Prokh. sect. *Cymatospermum* (Prokh.) Prokh., 1949, цит. соч.: 743; A. R. Smith a. Tutin, 1968, l. c.: 221; Molero et al., 1996, Anal. Jard. Bot. Madrid, 54, 1 : 208.

Typus: *E. peplus* L.

Секция *Cymarospermum* рода *Tithymalus*, изначально описанная в составе единственного вида *T. falcatus* (L.) Garcke, после принятия Прохановым рода *Euphorbia* в широком смысле была включена в состав подрода *Paralias* (Проханов, 1949). При этом ее объем был значительно расширен за счет видов из подсекции *Oppositifoliae* Boiss. и однолетних видов из других филогенетических групп.

В результате согласования номенклатуры таксонов со сводкой Уилера (Wheeler, 1943), Проханов (1964) принял для этой секции приоритетное название *Peplus*. Эта секция основана на другом типе: *E. peplus* L. Гельтман (2000a) уточнил видовой состав этой секции и предложил новое деление секции на подсекции.

Subsect. 1. *Oppositifoliae* Boiss., 1862, l. c.: 99; Прох., 1964, цит. соч.: 235. — *Tithymalus* Tourn. ex Scop. subgen. *Keraselma* (Neck.) Prokh. sect. *Oppositifolium* (Boiss.) Prokh., 1933, Consp. Tithym. As. Med.: 122, p. max. p. — *Euphorbia* L. sect. *Cymatospermum* (Prokh.) Prokh. subsect. *Oppositifoliae* (Boiss.) Prokh., 1949, l. c.: 468.

Lectotypus (Проханов, 1949): *E. inderiensis* Kar. et Kir.

3. *E. turczaninowii* Kar. et Kir., 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 2 : 447; Ledeb., 1850, l. c.: 559; Boiss., 1862, l. c.: 100; id., 1879, l. c.: 1092; Б. Федч., 1916, Переч. раст. Турк. 6 : 303; Прох., 1926, цит. соч.: 1377; он же, 1927, цит. соч.: 197; Крылов, 1935, цит. соч.: 1864; Павл., 1935, Фл. Центр. Казахст. 2 : 449; Прох., 1949, цит. соч.: 472; он же, 1964, цит. соч.: 236; Гамаюн., 1963, во Фл. Казахст. 6 : 105; Rech. f. a. Schiman-Czeika, 1964, l. c.: 20; Насимова, 1983, в Опред. раст. Ср. Аз. 7 : 75. — *Tithymalus turczaninowii* (Kar. et Kir.) Klotzsch, 1860, l. c.: 64; Прох., 1933, цит. соч.: 131. — *E. carnosa* Paulsen, 1906, Bot. Tidsskr. 27 : 131.

Описан из Китая (Джунгария). Lectotypus (Проханов, 1933 : 131, 134): In Songoriae collibus sabulosis inter fontem Sassyk-pastau et montes Arganaty. leg. Karelin et Kiriloff a. 1841 (fr.) (LE!, isolectotylus — TK!).

Губанов с соавт. (Губанов и др., 1998 : 38) неточно указали, что лектотип был выбран Прохановым во «Флоре СССР» (1949).

Китай: Синьцзян-Уйгурский авт. р-н. — Иранское нагорье, Средняя Азия.

4. *E. inderiensis* Less. ex Kar. et Kir., 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 2 : 448; Ledeb., 1850, l. c.: 559; Павл., 1935, цит. соч.: 450; Прох., 1949, цит. соч.: 468; он же, 1964, цит. соч.: 236; Гамаюн., 1963, цит. соч.: 103; Rech. a. Schiman-Czeika, 1964, l. c.: 19; Насимова, 1983, цит. соч.: 73. — *E. pygmaea* Fisch. et Mey ex Kar., 1839, Bull. Soc. Nat. Mosc., 12, 2 : 171, nom. nud. — *E. pygmaea* Fisch. et Mey. ex Ledeb., 1850, l. c.: 559, nom. ambig. — *Tithymalus inderiensis* (Kar. et Kir.) Klotzsch, 1860, Abh. Phys. Kl. Akad. Wiss. Berl.: 65; Прох., 1933, цит. соч.: 122. — *E. pygmaea* Fisch. et C. A. Mey. ex Boiss., 1862, l. c.: 99; id., 1879, l. c.: 1091; Б. Федч., 1916, цит. соч.: 302; Прох., 1926, цит. соч.: 1377; он же, 1927, цит. соч.: 197. — *Galarhoeus inderiensis* (Less. ex Kar. et Kir.) Prokh. ex Lapin, 1938, Опред. раст. Ташк. 1 : 193. — *E. inderiensis* Less., in shed.

Описан из Китая (Джунгария). Lectotypus (Проханов, 1933 : 122, 124): In Songoriae collibus sabulosis inter fontem Sassyk-pastau et montes Arganaty. leg. Karelin et Kiriloff a. 1841 (fr.) (LE! isolectotypi — MW, TK!).

Губанов с соавт. (Губанов и др., 1998 : 56) неточно указали, что тип был выбран Прохановым во «Флоре СССР» (1949).

Казахстан: Вост.-Казахстанская обл.; Китай: Синьцзян-Уйгурский авт. р-н. — Иранское нагорье, Средняя Азия.

Название «*E. pygmaea* F. et M.» было эффективно обнародовано ранее, но без диагноза, лишь с указанием на распространение «in Turcomania boreali» (Karelin, 1839 : 42). В описании *E. pygmaea* К. Ф. Ледебур отметил двурожковые нектарники, тогда как для *E. inderiensis* они не указаны. Наши исследования этого вида в природе показали, что у *E. inderiensis* имеются два коротких рожка, отходящих от нижней поверхности округло-эллиптического нектарника, поэтому их не следует называть полулунными, как это отмечено у Проханова (1933).

Subsect. 2. *Falcatae* Geltm., 2000, цит. соч.: 106. — *Tithymalus* Scop. subgen. *Keraselma* (Neck.) Prokh. sect. *Cymatospermum* Prokh., 1933, цит. соч.: 155.

Typus: *E. falcata* L.

5. *E. falcata* L., 1753, Sp. Pl. [ed. 1]: 456; Desf., 1804, Tab. Bot.: 204; Pers., 1806, l. c.: 14; Roep., 1924, Enum. Euphorb. Germ.: 67; id., 1828, in Duby, Fl. Gall. 1 : 416, p. p. (var. *obscura* (Lois.) Roep.); W. D. J. Koch, 1837, Syn. Fl. Germ. Helv.: 634, p. p. (var. *minor*); Ledeb., 1850, l. c.: 570; Boiss., 1862, l. c.: 140; id., 1879, Fl. Or. 4, 2 : 1111; Павл., 1935, цит. соч.: 448; Прох., 1926, цит. соч.: 1377; он же, 1949, цит. соч.: 464; он же, 1964, цит. соч.: 235; Гамаюн., 1963, цит. соч.: 102; Rech. f. a. Schiman-Czeika, 1964, l. c.: 30; A. R. Smith a. Tutin, 1968, l. c.: 222; Голоскоков, 1972, цит. соч.: 30; Насимова, 1983, цит. соч.: 72; Безделева, 1991, цит. соч.: 180; Molero, 1993, Taxon, 42 : 716; Гельтм., 1996, цит. соч.: 284. — *E. acuminata* Lam., 1788, Encycl. Méth. Bot. 2 : 427. — *E. mucronata* Lam., 1788, l. c.: 426. — *Esula falcata* (L.) Haw., 1819, l. c.: 175. — *Tithymalus falcatus* (L.) Garcke, 1849, Fl. Deutschl. [ed. 1]: 292; Прох., 1933, цит. соч.: 151; Soják, 1972, Čas. Nár. Mus. Odd. Přír. 140, 3—4 : 172. — *Galarhoeus falcatus* (L.) Prokh., 1941, Тр. Куйбыш. бот. сада, 1 : 35.

Описан из Южной Европы («in Europa australi»). Lectotypus (Molero, 1993): Herb. Linn. N 630.26 (LINN, photo LE!).

Россия: Алтайский край (занос.), Приморский край (занос.). — Зап. и Вост. Европа, Кавказ, Малая Азия, Иранское нагорье, Средняя Азия, Индия, Гималаи.

Sect. 3. *Paralias* Dumort., 1827, Fl. Belg.: 87; A. R. Smith a. Tutin, 1968. l. c.: 222; Байков, 1994, цит. соч.: 124; Гельтм., 1996, цит. соч.: 274. — *Euphorbia* L. sect. *Tithymalus* (Scop.) Boiss. subsect. (§ 10) *Esulae* (Haw.) Boiss., 1862, l. c.: 138, p. p. (quoad grex****) — *E.* sect. *Paralias* Lazaro, 1896, l. c.: 282, nom. superfl.; Wheeler, 1943, l. c.: 490; Прох., 1964, цит. соч.: 231. — *E.* subgen. *Paralias* sect. *Murtekias* (Raf.) Prokh., 1949, цит. соч.: 737 (typus: *E. myrsinites* L.), p. p. — *Murtekias* Raf., 1838, l. c.: 116, p. p.

Typus: *E. paralias* L.

Subsect. 1. *Conicocarpae* (Prokh.) Prokh., 1949, цит. соч.: 392, 322; он же, 1964, цит. соч.: 231; Байков, 1994, цит. соч.: 125; Гельтм., 1996, цит. соч.: 274. — *Tithymalus* sect. *Conicocarpus* Prokh., 1933, цит. соч.: 155 (lectotypus: *T. humilis* Klotzsch — Wheeler, 1943 : 490; *E. seguieriana* Neck. — Проханов, 1964 : 231).

Typus: *E. seguieriana* Neck.

Ser. 1. *Seguierianae* Prokh., 1964, цит. соч.: 231; (Прох., 1949, цит. соч.: 392, 322, nom. inval., diagn. ross.); Байков, 1994, цит. соч.: 125.

Typus: *E. seguieriana* Neck.

6. *E. seguieriana* Neck., 1770, Acta Acad. Theod. Pal. 2 : 493; Крылов, 1935, цит. соч.: 1872; Байков, 1996, цит. соч.: 57. — *E. gerardiana* Jacq., 1778, Fl. Austr. 5 : 17; Roep., 1824, l. c.: 65; Sadler, 1826, l. c.: 319; Dumort., 1827, l. c.: 87; Roep., 1828, l. c.: 414; W. D. J. Koch, 1837, l. c.: 630; Ledeb., 1850, l. c.: 569; Boiss., 1862, l. c.: 166; id., 1879, l. c.: 1124; Б. Федч., 1916, цит. соч.: 312. — *Tithymalus rupestris* Lam., 1779, Fl. Fr. 3 : 97. — *T. gerardianus* (Jacq.) Steud., 1840, l. c.: 689. — *T. gerardianus* (Jacq.) Garcke, 1849, l. c.: 292, nom. superfl. — *E. firma* Ledeb., 1850, l. c.: 563. — *T. sequierianus* (Jacq.) Prokh., 1933, цит. соч.: 163. — *Galarhoeus seguierianus* (Neck.) Prokh., 1941, цит. соч.: 41.

Описан из Европы. Местонахождение типа неизвестно.

Россия: Курганская обл., Иркутская обл. (заносное). — Зап. и Вост. Европа, Кавказ, Малая Азия, Иранское нагорье, Средняя Азия.

Некоторые авторы (Roeper, 1824; Ledebour, 1850; Boissier, 1862, и др.) приоритетным названием для этого вида считали *E. gerardiana* Jacq. (Jacquin, 1778), поскольку Necker в «Enumeratio stirpium Palatinarum...» (Necker, 1770) строго не следовал бинарной номенклатуре, и предложенные им названия многие авторы считали незаконными. В протологе *E. seguieriana* нет признаков, четко отличающих его от близких таксонов. Сложность создает отсутствие названия типа: указание типа «in Palatinatu Rheni» (Гельтман, 1966а: 275) требует обоснования, поскольку в протологе нет такой информации.

7. *E. humilis* Ledeb., 1830, Icon. Pl. 2 : 25; C. A. Mey., 1833, l. c.: 185; Ledeb., 1850, l. c.: 561; Boiss., 1862, l. c.: 153; Б. Федч., 1916, цит. соч.: 310; Крылов, 1935, цит. соч.: 1873; Павл., 1935, цит. соч.: 451; Прох., 1926, цит. соч.: 1377; он же, 1949, цит. соч.: 397, p. max. p. (excl. *E. korovinii* in syn.); он же, 1964, цит. соч.: 231; Гамаюн., 1963, цит. соч.: 89, p. max. p. (excl. *E. Korovinii* in syn.); Rech. f. u. A. Schiman-Czeika, 1964, l. c.: 33; Голоск., 1972, цит. соч.: 28; Насимова, 1983, цит. соч.: 76. — *Tithymalus humilis* (Ledeb.) Klotzsch, 1860, Abh. Phys. Kl. Akad. Wiss. Berl.: 67; Прох., 1933, цит. соч.: 160.

Описан из Китая (Джунгария). Lectotypus (Проханов, 1933 : 160, 162): legi in rupestribus versus cacumen montis Dshigilen. d. 18 Aug. 1826. C. A. Meyer (LE!).

Казахстан: Восточно-Казахстанская обл. (Зайсанская котловина: Насимова, 1983). Китай: Синьцзян-Уйгурский авт. р-н. — Средняя Азия.

Sect. 4. *Chylogala* Fourr. ex Prokh., 1949, цит. соч.: 384; Прох., 1964, цит. соч.: 231. — *Chylogala* Fourr., 1869, Ann. Soc. Linn. Lyon, n. sér. 17 : 150, nom. nud. — *Euphorbia* L. sect. *Tithymalus* Scop. subsect. *Carunculares* Boiss., 1862, l. c.:111; id., 1879, Fl. Or. 4 : 1084, 1093. — *Tithymalus* Scop. subgen. *Chylogala* Fourr. ex Prokh., 1933, цит. соч.: 57.

Typus incertus.

Subsect. 1. *Tibeticae* Prokh., 1949, цит. соч.: 737; он же, 1964, цит. соч.: 231. — *Tithymalus* Scop. subgen. *Chylogala* Fourr. ex Prokh., 1933, цит. соч.: 57, p. p.

Typus: *E. tibetica* Boiss.

8. *E. kozlovii* Prokh., 1927, цит. соч.: 200; Прох., 1926, Изв. АН СССР, 21 : 1370, nom. nud. (in textu): 1383, nom. nud. (in clav.); Грубов, 1982, цит. соч.: 179; Губанов, 1996, цит. соч.: 75. — *Tithymalus kozlovii* (Prokh.) Prokh., 1933, цит. соч.: 68, in obs.

Описан из Центр. Монголии. Lectotypus (Грубов, Имханицкая, 2000 : 102): Центральная Монголия: путь из Алашана в Ургу. Окр. сист. Шарцзын-сумэ. Каменисто-песчаная почва. 1909.06.10. (незр. пл.), Р. Напалков, З. Давыденко (LE!).

Монголия. — Китай. Во Внутренней Монголии встречается узколистная разновидность *E. kozlovii* var. *angustifolia* S. Q. Zhou (1979).

Sect. 5. *Helioscopia* Dumort., 1827, l. c.: 87, s. str. (quoad *E. helioscopia* L.); Гельтм., 1996, цит. соч.: 285, p. p. — *Euphorbia* sect. *Tithymalus* subsect. (§) *Helioscopia* Roep., 1828, l. c.: 413, p. p. (quoad grex **Helioscopiae verae*). — *E.* subsect. *Helioscopiae* Webb et Berth., 1844—1850, Phytogr. Canar. 3, 2, 3 : 244. — *E.* L. sect. *Helioscopia* (Roep.) Godr., 1855, Fl. Fr. 3 : 76, p. p.; Prokh., 1964, цит. соч.: 229. — *Tithymalus* Scop. sect. *Pseudokeraselma* Prokh., 1933, Consp. Tithym. As. Med.: 119. — *E.* subgen. *Esula* Pers. sect. *Helioscopiae* subsect. *Euhelioscopiae* Hurusawa, 1940, Journ. Jap. Bot. 16 : 341; Prokh., 1964, цит. соч.: 229. — *E.* subgen. *Paralias* sect. *Tulocarpa* (Raf.) subsect. *Helioscopiae* Prokh., 1949, цит. соч.: 383, pro subsect. nov.; Kuzm., 1963, Mitt. Inst. Bulg. Acad. Wiss. 12 : 145. — *E.* subgen. *Esula* Pers. sect. *Helioscopia* (Roep.) Godr. subsect. *Helioscopiae* Webb et Berth.: Прох., 1964, цит. соч.: 230; Байков, 1994, цит. соч.: 124. — *E.* subgen. *Esula* sect. *Helioscopiae* subsect. *Helioscopiae* Hurusawa, 1940, l. c.: 341. — *Galarhoeus* sect. *Helioscopiae* (Hurusawa) Hurusawa subsect. *Euhelioscopiae* Hurusawa, 1954, Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo, sect 3, Bot. 6, 6 : 237.

Typus: *E. helioscopia* L.

В Северной Азии секция представлена заносным видом *E. helioscopia*, который зарегистрирован на полях и в огородах в нескольких административных областях Западной Сибири (Федотова, 1988; Байков, 1996). Встречается также в Сев.-Зап. и Сев.-Вост. Китае.

9. *E. helioscopia* L., 1753, Sp. Pl.: 459; Roep., 1824, l. c.: 591; id., 1828, l. c.: 413; W. D. J. Koch, 1837, l. c.: 627; Ledeb., 1850, l. c.: 562; Boiss., 1862, l. c.: 136; id., 1879, l. c.: 1107; Крылов, 1935, цит. соч.: 1866; Прох., 1949, цит. соч.: 383; он же, 1964, цит. соч.: 231; Байков, 1996, цит. соч.: 46; Гельтм., 1996, цит. соч.: 274. — *Tithymalus helioscopius* (L.) J. Hill, 1768, Hort. Kew.: 172 (fide Geltman, 1996); Scop., 1772, l. c.: 337; Lam., 1778, l. c.: 93; Klotzsch, 1860, l. c.: 72; Prokh., 1933, цит. соч.: 119. — *Galarrhoeus helioscopius* (L.) Haw., 1812, l. c.: 152; Hurusawa, 1954, l. c.: 237.

Описан из Европы («Habitat in Europae cultis»). Lectotypus (Jafri a. El-Gadi, 1982): Herb. Linn. N 630.49 (LINN, photo LE!).

Россия: Курганская обл., Новосибирская обл. Китай (сев.), п-ов Корея (сев.). — Евразия, Сев. Америка (заносное).

Sect. 6. *Tulocarpa* (Raf.) Prokh., 1949, цит. соч.: 347, 311, p. p.; Гельтм., 1996, цит. соч.: 270; Байков, 2001, Turczaninowia, 4, 4 : 39. — *Tithymalus* Neck. subgen. *Tulocarpa* Raf., 1838, l. c.: 115. — *Galarhoeus* Haw., 1812, l. c.: 143, p. p. — *Euphorbia* L. sect. *Helioscopia* Dumort., 1827, l. c.: 87, p. p. (excl. *E. helioscopia*). — *E.* sect. *Tithymalus* Roep. subsect. (§) *Helioscopia* Roep., 1828, l. c.: 412, p. max. p. (grex **Helioscopiae* spurae). — *Tithymalus* Neck. subgen. *Tuloisia* Raf., 1838, l. c.: 115. — *Tithymalus* Neck. subgen. *Pythiusa* Raf., 1838, l. c.: 116. — *E.* subgen. *Esula* Pers. sect. *Helioscopia* (Roep.) Godr., 1855, l. c.: 76, p. max. p.; Wheeler, 1943, l. c.: 489; Прох., 1964, цит. соч.: 229, excl. subsect. *Helioscopiae* Webb et Berth.; Байков, 1994, цит. соч.: 123, excl. subsect. *Helioscopiae* Webb et Berth. — *Tithymalus* sect. *Galarhoeus* Klotzsch, 1860, l. c.: 64, p. max. p. — *Euphorbia* sect. *Tithymalus* subsect. *Galarrhaei* Boiss., 1862, l. c.: 113, p. max. p. — *Tithymalus* Neck. subgen. *Acrochordonocarpus* Prokh., 1933, Consp. Syst. Tithym. As. Med.: 81. — *E.* subgen. *Esula* sect. *Esula* subsect. *Galarrhoei* Hurusawa, 1940, l. c.: 339, 517. — *Galarhoeus* sect. *Tithymalus* (Roep.) Hurusawa subsect. *Galarrhoei* (Boiss.) Hurusawa, 1954, l. c.: 250.

Lectotypus (Wheeler, 1943): *Tithymalus palustris* (L.) Raf. (=*Euphorbia palustris* L.).

Полные сводки синонимики видов этой секции опубликованы ранее (Байков, 2001б, 2003).

Subsect. 1. *Lutescentes* Prokh., 1949, цит. соч.: 735, 348; Прох., 1964, цит. соч.: 230; Байков, 1994, цит. соч.: 123; он же, 2001, цит. соч.: 42. — *Euphorbia* sect. *Tulocarpa* subsect. *Tulocarpae* (Raf.) Kuzm., 1963, Mitt. Bot. Inst. Bulg. Acad. Wiss. 12 : 145. — *Euphorbia* ser. *Lutescentes* (Prokh.) Radcliffe-Smith, 1987, Kew Mag. 4. 3 : 113.

Typus: *E. pilosa* L.

Ser. 1. *Songsaricae* Baikov, 2003, Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биол. 108, 5 : 42.

Typus: *E. soongarica* Boiss.

10. *E. soongarica* Boiss., 1860, Cent. Euphorb.: 32; id., 1862, l. c.: 121; Байков, 2003, цит. соч.: 43.

Описан из Китая (Джунгария). Lectotypus (Байков, 2003): In pratis humidis deserti Songoro-Kirgisici ad radicam montium Tschingistau, 4 Aug. C. A. Meyer (LE!).

Казахстан: Восточно-Казахстанская обл. Китай: Синьцзян-Уйгурский авт. р-н.

11. *E. lamprocarpa* (Prokh.) Prokh., 1949, цит. соч.: 362; Байков, 2003, цит. соч.: 44. — *Tithymalus lamprocarpus* Prokh., 1933, цит. соч.: 105.

Typus: Regione Jaxartica, distr. Tshimkent, pago Bjelovodskaja, 1903. VI. 18. fl. et fr. imm. V. Lipsky, N 4811 (LE!).

Казахстан: Восточно-Казахстанская обл. Китай: Синьцзян-Уйгурский авт. р-н. — Средняя Азия.

12. *E. semivillosa* (Prokh.) Kryl., 1935, цит. соч.: 1868; Байков, 2003, цит. соч.: 45. — *Tithymalus semivillosus* Prokh., 1933, цит. соч.: 112.

Typus: Тургайская обл., Кустанайский уезд. По течению р. Торгузак, окр. станицы Вьеринской, на берегу реки, 11 VI 1913, № 462, М. Короткий и З. Лебедева (LE!).

Россия: Тюменская обл., Курганская обл. Казахстан: Восточно-Казахстанская обл. — Вост. Европа (южн.).

Ser. 2. *Lutescentes* (Prokh.) Radcliffe-Smith, 1987, l. c.: 113, s. str.; Байков, 2001, цит. соч.: 44.

Typus: *E. lutescens* Ledeb.

Монотипный ряд, к которому примыкает с одной стороны *E. macrorhiza*, с другой — *E. jenisseiensis* и *E. alatavica*.

13. *E. lutescens* Ledeb., 1829, Icon. Pl. 1 : 5; Байков, 2001, цит. соч.: 45. — *E. pilosa* L., 1753, Sp. Pl.: 460, quoad syn. Gmelinii, non diagn.: nom. ambig.

Описан с Алтая. Lectotypus (Байков, 1994 : 123): Altai, in herbidis ubique, immo in subalpinis, Ledebour et Bunge, 1826 (LE!).

Россия: Томская обл., Новосибирская обл., Кемеровская обл., Алтайский край, Республика Алтай, Хакасия, Красноярский край, Тува, Иркутская обл. Казахстан: Восточно-Казахстанская обл. — Эндемик.

В протологе *E. pilosa* L., l. c., диагноз не соответствует первому синониму. Первый синоним представляет собой полиноминал И. Г. Гмелина и относится к эндемичному для Алтае-Саянской флористической провинции виду, описанному позднее К. Ф. Ледебуром как *E. lutescens*. В диагнозе *E. pilosa* указан пятираздельный зонтик («umbella quinquefida»), а в дополнительном описании — стерильные ветви в пазухах нижних листьев («rami steriles ex axis foliorum inferiorum») и плоды, покрытые помимо выростов очень тонкими белыми волосками — «fructus verrucosi et pilis albis subtilissimis adspersi» (Linnaeus, 1753 : 460). Все эти признаки отсутствуют у сибирских экземпляров, определяемых как *E. pilosa*. Сравнение типа *E. pilosa* (на микрофишах линнеевских типов — LINN 630.59!) с рисунком у Гмелина и *E. lutescens* подтвердило эти различия. На основании несоответствия полиноминала Гмелина диагнозу и описанию *E. pilosa* L. считаю это название сомнительным, а отнесение к нему сибирских растений ошибочным.

14. *E. macrorhiza* Ledeb., 1830, l. c.: 26; C. A. Mey., 1833, Fl. Alt. 4 : 191; Байков, 2001, цит. соч.: 46. — *Tithymalus buchtormensis* (Ledeb.) Klotzsch, 1860, Abh. Phys. Kl. Akad. Wiss. Berl.: 79; Прох., 1933, Сист. обз. молоч. Ср. Аз.: 94, p. p.

Описан с Алтая. Lectotypus (Байков, 1994 : 124): Altai, Riddersk, in rupestribus, N 55 (LE!).

Россия: Алтайский край, Республика Алтай. Казахстан: Восточно-Казахстанская обл.

Ser. 3. *Pekinenses* Hurusawa, 1940, l. c.: 508, 510, s. str.; Байков, 2001, цит. соч.: 47. — *Galarhoeus* sect. *Tithymalus* subsect. *Galarrhoei* ser. *Pekinenses* Hurusawa, 1954. l. c.: 251.

Typus: *E. pekinensis* Rupr.

15. *E. pekinensis* Rupr., 1859 [«1860»], in Maxim., Primit. fl. Amur.: 239; Байков, 2001, цит. соч.: 48.

Описан из Сев. Китая. Locus classicus: неизвестен. Ф. Рупрехт в протологе не указал классического местонахождения и гербарных образцов (Ruprecht, 1860). Hurusawa (1954) для типовой разновидности var. *pekinensis* также не привел типа. Boissier (1862) среди исследованных образцов отметил сборы Кирилова и Татарьева из окрестностей Пекина, хранящиеся в Гербарии LE: «In China prope Pekin (Kirilow! Tatarieff!)».

Россия: о-в Русский Приморского края (Ворошилов, 1982). Китай (сев.), п-ов Корея (сев.).

16. *E. lucorum* Rupr., 1859 [«1860»], in Maxim., Primit. fl. Amur.: 239; Байков, 2001, цит. соч.: 49.

Описан из Хабаровского края. Typus: Сыроватые склоны лесистых гор у с. Киннели на Амуре, 2 VIII 1856 (пл.), Максимович К. И. (LE!).

Россия: Амурская обл., Хабаровский край, Приморский край. Китай (сев.), п-ов Корея (сев.).

Subsect. 2. *Purpuratae* Prokh., 1949, цит. соч.: 737, 372; Прох., 1964, цит. соч.: 230; Байков, 1994, цит. соч.: 124; он же, 2001, цит. соч.: 50. — *Euphorbia* ser. *Purpuratae* (Prokh.) Radcliffe-Smith, 1987, l. c.: 113.
Typus: *E. dulcis* L.

Ser. 4. *Alatavicae* Baikov, 2001, цит. соч.: 50.
Typus: *E. alatavica* Boiss.

17. *E. alatavica* Boiss., 1860, l. c.: 401; Байков, 2001, цит. соч.: 51. — *Tithymalus alatavicus* (Boiss.) Prokh., 1933, цит. соч.: 97.
E. kaschgarica Regel, 1879, Тр. Петерб. бот. сада, 6, 2 : 401. — *E. buchtormensis* var. *alatavica* (Boiss.) Regel, 1879, l. c.: 400. — *E. altaica* auct. non Ledeb.: Kar. et Kir., 1842, l. c.: 449.
Описан из Джунгарского Алатау. Lectotypus (Байков, 2001б): «In alpinis herbosis montis Alatau Songariae. Karelin, Kirilow» (LE!).
Казахстан: Восточно-Казахстанская обл. Китай: Синьцзян-Уйгурский авт. р-н.

18. *E. buchtormensis* Ledeb., 1830, l. c.: 26; C. A. Mey., 1833, Fl. Alt. 4 : 189; Байков, 2001, цит. соч.: 52. — *Tithymalus buchtormensis* (Ledeb.) Klotzsch, 1860, l. c.: 79; Прох., 1933, цит. соч.: 94, p. p.
Описан из Восточного Казахстана. Lectotypus (Baikov, hoc loco): legi in rupestribus montium Urmuchaikensium prope Buchtorminsk. D. 82 April 1826. C. A. Meyer (LE!).
Казахстан: Восточно-Казахстанская обл. — Эндемик.

19. *E. subamplexicaulis* Kar. et Kir., 1841, Bull. Soc. Nat. Moscou, 14, 4 : 744; Байков, 2001, цит. соч.: 53. — *Tithymalus subamplexicaulis* (Kar. et Kir.) Klotzsch, 1860, l. c.: 69.
Описан из Южного Алтая. Lectotypus (Байков, 2001б): Altai. Kar. coll. n. 449 (LE!).
Казахстан: Восточно-Казахстанская обл. — Эндемик.

20. *E. kalbaensis* Baikov et I. Khan, 2005, Бот. журн., 90, 12 : 1893.
Описан из Восточного Казахстана. Typus: «Восточно-Казахстанская обл., Калбинский хр., каменистые осыпи, заросшие кустарником, 49°05′ с. ш., 83°20′ в. д., выс. 1362 м, 27 V 2004, цв. и незр. пл. И. Хан» (NSK, isotypi — LE, MW, TK).
Казахстан: Восточно-Казахстанская обл. — Эндемик.

Ser. 5. *Alpinae* Baikov, 2001, l. c.: 53.
Typus: *E. alpina* Ledeb.

21. *E. alpina* Ledeb., 1830, l. c.: 26; C. A. Mey., 1833, Fl. Alt. 4 : 186; Байков, 2001, цит. соч.: 54. — *Tithymalus alpinus* (Ledeb.) Klotzsch, 1860, l. c.: 70.
Описан из Восточного Казахстана (окр. Риддера). Typus: «Altai, in alpinis montis crucis prope Riddersk, legit ill. Ledebour, 1826» (LE!).
Россия: Алтайский край, Республика Алтай. Казахстан: Восточно-Казахстанская обл. Китай: Синьцзян-Уйгурский авт. р-н. Монголия: Ховдский аймак. — Эндемик.

22. *E. jenisseiensis* Baikov, 1996, цит. соч.: 47; Байков, 2001, цит. соч.: 55.
Описан из Красноярского края. Typus: Prov. Krasnojarsk, distr. Minusinsk, prope pag. Znamenka, silva betulina, 22 VI 1964, G. Zvereva, N. Drobyschevskaja (NS!).
Россия: Кемеровская обл., Хакасия, Красноярский край, Тува, Иркутская обл., Бурятия. — Эндемик.

23. *E. pachyrhiza* Kar. et Kir., 1841, l. c.: 745, Байков, 2001, цит. соч.: 57. — *Tithymalus pachyrrhizus* (Ledeb.) Klotzsch, 1860, l. c.: 69.

Описан из Средней Азии (хр. Тарбагатай). Lectotypus (Байков, 2001): «In rupestribus montium Aktschavly frequens; in montibus Tarbagatai ad torrentem Tscheharak-Assu rarior leg. Karelin et Kiriloff a. 1840. N 439» (LE!).

Казахстан: Восточно-Казахстанская обл. Китай: Синьцзян-Уйгурский авт. р-н. Монголия. — Средняя Азия.

Subsect. 7. *Altaicae* Baikov, 1994, цит. соч.: 124; Байков, 2001, цит. соч.: 57.
Typus: *E. altaica* Ledeb.

Ser. 8. *Altaicae* Baikov, 2001, цит. соч.: 58.
Typus: *E. altaica* Ledeb.

24. *E. altaica* Ledeb., 1830, l. c.: 26; C. A. Mey., 1833, Fl. Alt. 4 : 190; Байков, 2001, цит. соч.: 59. — *Tithymalus altaicus* (Ledeb.) Klotzsch, 1860, l. c.: 73.

Описан из Зап. Алтая. Typus: «Altai, in montosis ad fluvum Tscharysch primo vere, legit Bunge, 1826» (LE!).

Россия: Алтайский край, Республика Алтай, Кемеровская обл.

25. *E. sajanensis* (Boiss.) Baikov, 2001, цит. соч.: 59. — *E. altaica* var. *sajanensis* Boiss., 1862, l. c.: 128.

Описан из Красноярского края (Зап. Саян). («In montibus Sajanensibus»). Lectotypus (Baikov, hoc loco): Mardofkin (LE!).

Россия: Красноярский край, Тува. — Эндемик.

Sect. 7. *Holophyllum* (Prokh.) Prokh., 1949, цит. соч.: 337; он же, 1964, цит. соч.: 229; Байков, 1994, цит. соч.: 122; он же, 2000, Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир., отд. биол. 105, 5 : 44. *Tithymalus* Tourn. ex Scop. subgen. *Holophyllum* Prokh., 1933, цит. соч.: 68. — *Euphorbia* sect. *Tithymalus* subsect. *Galarrhaei* Boiss., 1862, l. c.: 113, quoad grex «Capsula laevis vel obscure et minute tuberculata, nec verrucosa: Species perennes», p. min. p. — *Tithymalus* sect. *Galarhoeus* Klotzsch, 1860, l. c.: 64, p. min. p.
Typus: *E. rupestris* Ledeb.

Subsect. 1. *Rupestres* (Prokh.) Baikov, 2000, цит. соч.: 44. — *Euphorbia* ser. *Rupestres* Prokh., 1964, цит. соч.: 229, p. p.; Прох., 1949, цит. соч.: 311, 337, nom. inval. (descr. ross.); Байков, 1994, цит. соч.: 122.
Typus: *E. rupestris* Ledeb.

Ser. 1. *Rupestres* Prokh. 1964, цит. соч.: 229, s. str.; Прох., 1949, цит. соч.: 311, 337, nom. inval. (descr. ross.), p. p.; Байков, 1994, цит. соч.: 122; он же, 2000, цит. соч.: 45.
Typus: *E. rupestris* Ledeb.

26. *E. rupestris* Ledeb., 1830, l. c.: 26; C. A. Mey., 1833, l. c.: 190; Ledeb., 1850, l. c.: 563; Boiss., 1862, l. c.: 114; Крыл., 1909, цит. соч.: 1187, p. p.; он же, 1935, цит. соч.: 1867, p. p.; Прох., 1926, цит. соч.: 1378; он же, 1949, цит. соч.: 341; он же, 1964, цит. соч.: 229; Байков, 1994, цит. соч.: 122; он же, 1996, цит. соч.: 55; он же, 2000, цит. соч.: 45. — *Tithymalus rupestris* (Ledeb.) Klotzsch, 1860, l. c.: 73; non Lam., 1778.

Описан с Алтая («in rupestribus apricis subsalsis ad fl. Tschegan»). Lectotypus (Байков, 1994: 122): «Altai, 1826, Herb. Ledebour, 830.20» (LE!).

Мы не нашли в Гербарии LE образца из locus classicus. В долине р. Чеган (Республика Алтай, Кош-Агачский р-н) нам не удалось найти этот вид (экспедиция Южно-Сибирского ботанического сада Алтайского гос. университета, июнь 1993 г.). Лектотип выбран из автентичного материала, собранного А. Бунге в горном Алтае в 1826 г.

Россия: Республика Алтай. — Эндемик.

Ser. 2. *Mongolicae* Baikov, 1994, цит. соч.: 122, s. str.; Байков, 2000, цит. соч.: 44. — *Euphorbia* ser. *Rupestres* Prokh., 1964, l. с.: 229, р. р.

Typus: *E. mongolica* (Prokh.) Prokh.

27. *E. mongolica* (Prokh.) Prokh., 1949, цит. соч.: 342; Грубов, 1982, цит. соч.: 178; Байков, 1994, цит. соч.: 122; он же, 1996, цит. соч.: 53; он же, 2000, цит. соч.: 45. — *Tithymalus mongolicus* Prokh., 1930, Бюл. Гл. бот. сада. АН СССР, 29, 5—6 : 558. — *E. pallasii* auct. non Turcz.: Maxim., 1883, Mél. Biol. 11 : 883, р. р.; Ком., 1904, цит. соч.: 689; Прох., 1926, цит. соч.: 1378; он же, 1927, цит. соч.: 202, р. р. — *E. rupestris* auct. non Ledeb.: Шишкин, 1914, Очерки Урянх. края. 234. Typus: «Монголия, Северные предгорья хр. Ихэ-Богдо. Ущелье в отрогах. 16 V 1926, Е. В. Козлова» (LE!).

Россия: Тува. Монголия (сев.) — Эндемик.

В протологе данного вида название *Euphorbia mongolica* не было действительно обнародовано, поскольку указано как синоним *Tithymalus mongolicus* Prokh. (Проханов, 1930). Датой действительного обнародования названия *Euphorbia mongolica* должен быть не 1930, а 1949 г., когда был опубликован 14-й том «Флоры СССР». Указание в нем на альтернативное название вида — *Tithymalus mongolicus*, nomen. altern. — не отменяет действительного обнародования названия «*Euphorbia mongolica*», поскольку это правило вступило в силу с 1 января 1953 г. (Международный кодекс, ст. 34.2).

Ser. 3. *Verticillatae* (Hurusawa) Baikov, 2000, цит. соч.: 45. — *Euphorbia* subgen. *Esula* sect. *Esula* subsect. *Verticillatae* Hurusawa, 1940, l. с.: 338, 343, р. р. — *Galarhoeus* sect. *Tithymalus* subsect. *Verticillatae* Hurusawa, 1954, l. с.: 238, s. str. — *Euphorbia* sect. *Holophyllum* ser. *Mongolicae* Baikov, 1994, цит. соч.: 122, р. р. — *E.* sect. *Holophyllum* ser. *Rupestres* Prokh., 1964, цит. соч.: 229; Прох., 1949, цит. соч.: 311, 337, nom. inval. (descr. ross.), р. р.

Typus: *E. fischeriana* Steud.

При описании ряда *Verticillatae* (Байков, 2000) нам не было известно о подсекции *Verticillatae* Hurusawa. Подсекция *Verticillatae* секции *Tithymalus* рода *Galarhoeus*, выделенная Хурусавой, включает один вид. В качестве основного диагностического признака отмечено мутовчатое расположение верхних листьев в отличие от подсекций *Esulae* и *Galarrhoei*, имеющих очередное расположение верхних листьев (ложная мутовка листьев, подпирающая верхушечный зонтик, здесь не учитывалась).

28. *E. fischeriana* Steud., 1840, l. с.: 611; Чер., 1981, Сосуд. раст. СССР : 215 («*E. fischerana*»); Байков, 1994, цит. соч.: 123; он же, 1996, цит. соч.: 44; он же, 2000, цит. соч.: 45. — *E. verticillata* Fisch., 1812, Mém. Soc. Nat. Moscou, 3 : 81. non Desf., 1804. — *E. pallasii* Turcz., 1838, Cat. Baic., No. 1004, nom. nud. — *E. pallasii* Turcz. ex Ledeb.,1850, l. с.: 2 : 565; Turcz., 1852, Bull. Soc. Nat. Moscou, 27, 2 : 358; id., 1856, l. с.: 85; Boiss., 1862, l. с.: 114. — *Tithymalus pallasii* (Ledeb.) Klotzsch, 1860, l. с.: 73. — *E. pallasii* Turcz. var. *glaberrima* Maxim., 1883, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 29 : 198. — *Galarhoeus fischerianus* (Steud.) Kitag., 1937, Bull. Inst. Sci. Res. Manch. 1—3: 1; id., 1937, Rep. Inst. Sci. Res. Manch. 1 : 296. — *Galarhoeus pallasii* (Turcz.) Hatusima, 1938, Prelim. Rep. Pl. Hokusen exper. Kyushu Univ. 10 : 86, р. р.

Описан из Даурии.

Typus: speciei *E. verticillata* lectotypus.

Lectotypus (Baikov, hoc loco): «Herb. Fischer. Dahuria» (LE!).

Согласно статье 60 Международного кодекса ботанической номенклатуры (2001), правильным вариантом написания видового эпитета следует считать «*fischeriana*», а не «*fischerana*», как это было сделано С. К. Черепановым (1981).

Россия: Читинская обл. Монголия: Монгольско-Даурский, Восточно-Монгольский, Прихинганский аймак. Китай: Внутренняя Монголия, Хэйлунцзян.

Ранее лектотип *E. fischeriana* был выбран нами из гербарных образцов *E. pallasii*, собранных Н. С. Турчаниновым в Даурии и хранящихся в Сибирском секторе Гербария LE: «Dahuria, No. 2581» (Байков, 1994). Его следует считать типом названия *E. pallasii*. Согласно протологу, типом названия *E. fischeriana* должен быть тип *E. verticillata* Fisch., поскольку первое название было дано как заменяющее название (nomen novum) для второго, оказавшегося более поздним омонимом. Недавно нам стали известны другие сборы этого вида, хранящиеся в Общем секторе Гербария LE под названием *E. pallasii*. Среди них имеется гербарный экземпляр с этикеткой «Herb. Fischer. *verticillata*. Dahuria», написанной крупным разборчивым почерком. Почерк на этикетке очень похож на автограф Ф. Б. Фишера (Липшиц, Васильченко, 1968, рис. 121). Этот автентичный образец (три генеративных побега в фазе цветения) мы предлагаем в качестве лектотипа *E. verticillata* Fisch. и типа основанного на нем *E. fischeriana* Steud.

29. *E. komaroviana* Prokh., 1949, цит. соч.: 734, 343; он же, 1964, цит. соч.: 229; Вороб., 1966, цит. соч.: 256; Kitag., 1979, l. c.: 427; Ворош., 1982, цит. соч.: 387; Безделева, 1991, цит. соч.: 176. — *E. pallasii* Turcz. ex. Ledeb. var. *pilosa* Regel, 1861, Tent. Fl. Ussuri: 128. — *E. pallasii* Turcz. ex Ledeb. var. *pilosa* Regel ex Boiss., 1866, in DC., Prodr. 15, 2 : 1265, nom. superfl. — *Galarhoeus pallasii* Hatsushima, 1938, Prelim. Rep. Pl. Hokusen exper. Kyushu Univ. 10 : 86, p. p.; Hurusawa, 1954, l. c.: 238, p. p. — *Tithymalus komarovianus* (Prokh.) Prokh., 1949, цит. соч.: 343, 734, nom. altern. — *E. pallasii* auct non Ledeb.: Korsh., 1892, l. c.: 385; Ком., 1904, цит. соч.: 686.

Описан из Приморского края. Typus: «Окрестности г. Владивостока. Разъезд Седанка Усс. ж. д. 6 мая 1911 г. А. Шошин. № 458» (LE!).

Россия: Читинская обл. Монголия: Прихинганский аймак. Китай: Хэйлунцзян, Гирин. Корея (сев.).

Subsect. 2. *Blepharophyllae* (Prokh.) Baikov, 2000, цит. соч.: 46. — *Euphorbia* ser. *Blepharophyllae* Prokh., 1964, цит. соч.: 229; он же, 1949, цит. соч.: 311, 344, nom. inval. (descr. ross.).

Typus: *E. blepharophylla* Ledeb.

Ser. 4. *Blapharophyllae* Prokh., 1964, цит. соч.: 229, s. str.; он же, 1949, цит. соч.: 311, 344, nom. inval. (descr. ross.), p. p.; Байков, 2000, цит. соч.: 45.

Typus: *E. blepharophylla* Ledeb.

30. *E. blepharophylla* Ledeb., 1833, Icon. Pl. 4 : 24; C. A. Mey., 1833, l. c.: 190; Ledeb., 1850, l. c.: 563; Boiss., 1862, l. c.: 114; Б. Федч., 1916, цит. соч.: 304; Крылов, 1935, цит. соч.: 1868; Прох., 1949, цит. соч.: 345. — *Tithymalus blepharophylla* (Ledeb.) Klotzsch, 1860, l. c.: 73; Прох., 1933, цит. соч.: 75.

Описан из Средней Азии. Lectotypus (Baikov, hoc loco): leg. in rupestribus montium Arka-ul et Dolen-Kara. 14 May. 1826. C. A. Meyer (LE!).

Казахстан: Восточно-Казахстанская обл. Китай: Синьцзян-Уйгурский авт. р-н.

31. *E. rapulum* Kar. et Kir., 1842, Bull. Soc. Nat. Mosc. 15, 2 : 448; Ledeb., 1850, l. c.: 561; Б. Федч., 1916, цит. соч.: 305; Крылов, 1935, цит. соч.: 1865; Прох., 1949, цит. соч.: 344. — *Tithymalus rapulum* (Kar. et Kir.) Klotzsch, 1860, l. c.: 67; Прох., 1933, цит. соч.: 73.

Описан из Казахстана (Джунгарии). Lectotypus (Проханов, 1933 : 74): In argillosis Songariae inter rivulos Donsyk et Tschulak. Kar. et Kir. coll. n. 1949 (LE!).

Казахстан: Восточно-Казахстанская обл. Достигает на востоке ареала побережья оз. Зайсан. Восточнее и южнее замещается близкородственным *E. blepharophylla.*

Sect. 8. *Esula* Dumort., 1827, l. c.: 27; A. R. Smith a. Tutin, 1968, l. c.: 225; Гельтм., 1996, цит. соч.: 276; Байков, 2002, Turczaninowia, 5, 4 : 10. — *Euphorbia* L. subgen. *Esula* Pers. sect. *Esula* W. D. J. Koch, 1837, l. c.: 630, nom. superfl. — *E* sect. *Tithymalus* (Scop.) Boiss. subsect. *Esulae* Boiss., 1862, l. c.: 138, p. max. p.; Pax, 1891, in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3, 5 : 110; Прох., 1927, цит. соч.: 210. — *Euphorbia* L. subgen. *Paralias* (Raf.) Prokh. sect. *Esula* Prokh., 1949, цит. соч.: 308, nom. superfl. — *Tithymalus* subgen. *Keraselma* Prokh. sect. *Esula* Prokh. 1933, цит. соч.: 166. — *Galarhoeus* sect. *Tithymalus* subsect. *Esulae* (Boiss.) Hurusawa, 1954, Journ. Fac. Sci. Tokyo, sect. 3, 6, 6 : 239.

Typus: *E. esula* L.

Subsect. 1. *Sieboldianae* Prokh., 1949, цит. соч.: 451, 743; он же, 1964, цит. соч.: 234.

Typus: *E. sieboldiana* Morren et Decne.

Подсекция включает два мезоморфных вида северо-восточноазиатского генезиса, филогенетически близких наиболее примитивным североазиатским видам из секций *Esula* и *Tulocarpa.* В морфологическом отношении эта группа представляет собой промежуточное звено между указанными секциями, но по признакам нектарников должна рассматриваться в составе секции *Esula.*

32. *E. sieboldiana* Morren et Decne., 1836, Bull. Acad. Brux. 3 : 174; Boiss., 1862, l. c.: 158, p. p. (quoad. typ.); id. 1866, Ic. Euph.: tab. 104; Ком., 1904, цит. соч.: 690; Kitag., 1937, Lineam. Fl. Mansh.; Hurusawa, 1940, l. c.: 450; Прох., 1949, цит. соч.: 451; он же, 1964, цит. соч.: 234; Kitag., 1979, Neo-Lineam. Fl. Manch.: 430, s. str. (excl. var.); Безделева, 1991, цит. соч.: 179. — *E. guilielmi* A. Gray, 1859, Mem. Amer. Acad. Ser. 2, 6—9: 406. — *Galarhoeus sieboldianus* (Morr. et Decne.) Hara, 1935, l. c.: 388; Hurusawa, 1954, l. c.: 240. — *Tithymalus sieboldianus* (Morren et Decne.) Prokh., 1949, цит. соч.: 451, nom. altern.; Hara, 1954, Enum. Sperm. Jap. 3 : 56, nom. superfl. — *E. coralloides* auct. non L.: Thunb., 1784, Fl. Jap.: 197, p. p.

Typus: местонахождение типа неизвестно.

Россия: о-в Сахалин, Курильские острова.

33. *E. taquetii* Léveillé et Vaniot, 1908, Feddes, Repert. — 5 : 281. — *E. savaryi* Kiss, 1921, Bot. Közl. 19 : 91; Prokh., 1949, l. c.: 452; Прох., 1964, цит. соч.: 234; Вороб., 1966, цит. соч.: 256; Безделева, 1991, цит. соч.: 180. — *E. sieboldiana* var. *montana* Tatewaki f. *peninsularis* Hurusawa, 1940, l. c.: 450. — *Tithymalus savaryi* (Kiss) Prokh., 1949, l. c.: 452, nom. altern. — *E. sieboldiana* var. *peninsularis* (Hurusawa) Kitagawa, 1979, Neo-Lineam. Fl. Manch.: 430. — *E. sieboldiana* auct. non Kiss: Ком., 1904, цит. соч.: 2 : 692.

Описан с п-ова Корея («Corea: Quelpaert, in silvis, jul. 1907; no. 1980 (Urb. Faurie»). Typus: местонахождение типа неизвестно.

Россия: Приморский край. — П-ов Корея (сев.), Сев.-Вост. Китай.

В результате проведенного исследования установлено, что приоритетным названием для этого вида следует считать *E. taquetii* (Léveillé, 1908).

Subsect. 2. *Potaninianae* Baikov, 1994, цит. соч.: 127 (*Potaniniae*). — *Euphorbia* sect. *Esula* ser. *Potaninianae* (Baikov) Geltm., 2001, Новости сист. высш. раст. 33 : 162, p. p., quoad typum.

Написание названия подсекции изменено в соответствии с рекомендацией Т. В. Егоровой (по устному сообщению Д. В. Гельтмана).

Typus: *E. potaninii* Prokh.

Монотипная подсекция. Д. В. Гельтман (2001) понизил ранг подсекции до ряда, включил в него два высокогорных горно-среднеазиатских вида *E. cyrtophylla* Prokh. и *E. poecilophylla* Prokh. и изменил диагноз подсекции. Как было отмечено в специально выполненном исследовании (Байков, 1993, 2003а), *E. potaninii* происходит от общего с видами подсекции *Sieboldianae* и *Esulae* предка и наиболее близок к нему, по сравнению с другими современными видами секции *Esula* (Байков, 2001в, 2002б). Это единственный вид секции *Esula*, имеющий столбики и рыльца, характерные для видов секции *Holophyllum*. Такое сходство подтверждает генетические связи этих секций в прошлом и близость *E. potaninii* к их общему предку. Самостоятельность подсекции *Potaninianae* подтверждается также и тем, что ареал *E. potaninii* не перекрывается с ареалами видов из подсекций *Esulae* и *Sieboldianae* (Байков, 1996б).

34. *E. potaninii* Prokh., 1927, цит. соч.: 210; Данилов, 1984, в Опр. раст. Тув. АССР : 118; Байков, 1994, цит. соч.: 127; он же, 1996, цит. соч.: 53.

Описан из Монголии (сев.). Typus: Mongolia borealis, ad fl. Burgassutaj valle lacus Urjuk-nor solo sicco lapidoso argilloso cum Lasiagrostide et Iride ensata (a lacu Urjuknor usque ad trajectum Ulan-daban copiose crescit), 21 VI 1879, G. Potanin (LE!).

Россия: Республика Тува. — Монголия. — Эндемик.

Subsect. 3. *Esula*. — *Euphorbia* L. subgen. *Esula* Pers. sect. *Esula* Dumort. subsect. *Esulae* Boiss.; Прох., 1964, цит. соч.: 233, p. p.; Байков, 1994, цит. соч.: 125; Гельтм., 1996, цит. соч.: 276; Байков, 2002, Turczaninowia, 5, 4 : 11. — *E.* sect. *Tithymalus* (Scop.) Boiss. subsect. *Esulae* Boiss., 1862, l. c.: 138, p. p.; Pax, 1891, in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3, 5 : 110; Прох., 1927, цит. соч.: 210. — *Tithymalus* subgen. *Keraselma* Prokh. sect. *Esula* Prokh., 1933, цит. соч.: 166. — *E.* subgen. *Paralias* (Raf.) Prokh. sect. *Esula* Prokh. subsect. *Esulae* Prokh., 1949, цит. соч.: 308, nom. superfl. — *Galarhoeus* sect. *Tithymalus* subsect. *Esulae* (Boiss.) Hurusawa, 1954, Journ. Fac. Sci. Tokyo, sect. 3, Bot. 6, 6 : 239.

Typus: *E. esula* L.

Полные сводки синонимики видов *E. borealis*, *E. dahurica*, *E. esula*, *E. lenensis* и *E. maackii* опубликованы ранее (Байков, 2002а).

Ser. 1. Latifoliae Baikov ser. nov. — *Euphorbia* ser. *Esulae* Prokh., 1964, l. c.: 233, p. min. p.; Прох., 1949, цит. соч.: 311, 337, descr. ross., p. min. p.; Байков, 1994, цит. соч.: 125, p. min. p. — *E.* ser. *Lucidae* auct. non Prokh.: Гельтм., 2001, цит. соч.: 158, p. p.

Herbae perennes 50—100 cm alt. Caules alti, glabri. Folia caulina media ovata, elliptica vel ovato-oblonga, obtusiuscula, 1—2 cm lata, submembranacea. Inflorescentia paniculato-umbellata: umbella terminalis 8—17-radiata. Radii bis bifidi. Folia radiorum floriferorum reniformia membranacea, saturatius flavescentia. Capsula parvula, 2.5—3 mm lg., 3—3.5 mm diam., laeviuscula. Glandulae cornibus brevissimis. Semina ellipsoidea caruncula minuta sessilia.

Typus: *E. latifolia* Ledeb.

Многолетние травы 50—100 см выс. Стебли высокие, голые. Срединные листья яйцевидные, эллиптические или яйцевидно-продолговатые, 1—2 см шир. Соцветие метельчато-зонтиковидное, верхушечный зонтик 8—17-лучевой. Лучи дважды двураздельные. Листья на цветоносных лучах почковидные, тонкие, интенсивно желтоватые. Коробочки мелкие, 2.5—3 мм дл., 3—3.5 мм в диам., почти гладкие. Нектарники с очень короткими рожками. Семена эллипсоидальные, с небольшой сидячей карункулой.

Тип: *E. latifolia* Ledeb.

Д. В. Гельтман (2001) изменил и дополнил диагноз ряда *Lucidae* Prokh., в результате *E. latifolia* и *E. borodinii* вошли в его состав.

35. *E. latifolia* Ledeb., 1830, Icon. Pl. Fl. Ross. 2 : 25; C. A. Mey., 1833, l. c.: 183; Ledeb., 1850, l. c.: 578; Boiss., 1862, l. c.: 161; Крылов, 1909, цит. соч.: 1194; он же, 1935, цит. соч.: 1881; Байков, 1996, цит. соч.: 48. — *Tithymalus latifolius* (Ledeb.) Klotzsch, 1860, l. c.: 89; Прох., 1933, цит. соч.: 176.

Описан с Алтая. Lectotypus (Байков, 1994 : 125): Altai, ad mont. Kurtschum pr. Nabaty, 9—10 Jun. C. A. Meyer (LE!).

Россия: Алтайский край, Республика Алтай. Казахстан: Восточно-Казахстанская обл. — Средняя Азия.

36. *E. borodinii* Sambuk, 1928, Бюлл. АН СССР, 7 : 45; Прох., 1949, цит. соч.: 427; он же, 1964, цит. соч.: 233; Баландин, 1994, в Опр. сосуд. раст. Ср. Урала: 307. — *Galarhoeus borodinii* (Sambuk) Prokh., 1941, цит. соч.: 71. — *Tithymalus borodinii* (Sambuk) Prokh., 1949, цит. соч.: 427, nom. altern.

Описан из Архангельской обл. Typus: Prov. Archangelsk, distr. Petschora, Ustj-Cilma (LE!).

Россия: Свердловская обл. (Баландин, 1994). — Вост. Европа.

Ser. 2. *Lucidae* Prokh., 1964, цит. соч.: 234; он же, 1949, цит. соч.: 429, 329, descr. ross.; Байков, 1994, цит. соч.: 125; Гельтм., 2001, цит. соч.: 158, p. p.

Typus: *E. lucida* Waldst. et Kit.

37. *E. lucida* Waldst. et Kit., 1801 (1802), Descr. Icon. Pl. Hung. 1 : 54; Ledeb., 1850, l. c.: 578; Boiss., 1862, l. c.: 163; Крылов, 1935, цит. соч.: 1880; Байков, 1996, цит. соч.: 51; Гельтм., 1996, цит. соч.: 276. — *Tithymalus lucidus* (L.) Garcke, 1849, l. c.: 292; Klotzsch, 1860, l. c.: 89.

Описан из Европы («Crescit in fossis aliisque locis humidis Comitatus Pesthinensis, Albensis, Tolnensis, Bekesiensis et Biharien sis, nec non in Banatu inter Orfovam et Ogradinam ad Danubium»). Typus: местонахождение типа неизвестно.

Россия: Тюменская обл. — Зап. и Вост. Европа.

38. *E. mandshurica* Maxim., 1883, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 29 : 203; Ком., 1904, цит. соч.: 691; Вороб., 1966, цит. соч.: 256; Безделева, 1991, цит. соч.: 178; Губанов, 1996, цит. соч.: 75. — *Galarhoeus mandshuricus* (Maxim.) Kitagawa, 1937, Bull. Inst. Sci. Res. Manch. 1, 3 : 4; Hurusawa, 1954, l. c.: 240. — *Tithymalus mandshuricus* (Maxim.) Soják, 1972, l. c.: 140, 3—4 : 173. — *E. maackii* auct., non Meinsh.: Пешкова, 1979, цит. соч.: 650, p. min. p. — *E. iberica* auct. non Boiss.: Ворош., 1985, Фл. иссл. в разн. районах СССР : 180.

Описан из Южной Маньчжурии: «Mandshuria australiore desertis alto gramine tectis secus inferiorem decursum fl. Sungari, prope Emmake et Kjaure; ad fl. Suifun» (Maximowicz, 1883 : 204). Lectotypus (Baikov, hoc loco): «Pratis ... Sungari. Maximowicz. ... VII 1859» (LE!).

Россия: Приморский край. Монголия. Китай (Сев.-Вост.). Корея (сев.). — Эндемик.

39. *E. chankoana* Worosch., 1961, Бюлл. Глав. бот. сада АН СССР, 40 : 51. — *Tithymalus chankoanus* Soják, 1972, l. c.: 171. — *E. esula* subsp. *chankoana* (Worosch.) Worosch., 1982, Опр. раст. сов. Дальн. Вост.: 180; Ворош., 1985, Флор. иссл. в разн. районах СССР: 180. — *E. discolor* auct. non Ledeb.: Безделева, 1991, цит. соч.: 177, p. p. quoad syn.

Описан из Приморского края. Typus: Reg. Primorsk, lacus Chanka prope pag. Vladimiro-Petrovka, in arenosis, 19 X 1953. V. N. Woroschilov (LE!, isotypus — MHA).

Россия: Приморский край. — Эндемик.

40. *E. dahurica* Peschkova, 1979, Новости сист. высш. раст. 15 : 238; Байков, 1996, цит. соч.: 43; он же, 2002, Turczaninowia, 5, 4 : 12. — *E. esula* L. var. *latifolia* auct. fl., non Ledeb.: Maxim., 1883, l. c.: 840, p. p.; Ком., 1904, цит. соч.: 690. — *E. esula* var. *genuina* auct. non Boiss.: Korsh., 1892, l. c.: 386. — *E. esula* auct. non L.: Ком. и Клобукова-Алисова, 1925, цит. соч.: 287, p. p.; они же, 1932, цит. соч.: 711, p. p.; Kitag., 1979, l. c.: 427, p. p.

Описан из Забайкалья. Typus: «Читинская обл., Нер.-Заводский р-н, с. Марьино, левая пойм. терраса Аргуни выше села, 23 VII 1960, Л. Номоконов, А. Зарубин» (LE! Isotypus — NSK!).

Совмещает признаки рядов *Lucidae* (строение плодов), *Esulae* (строение листьев) и нового ряда *Latifoliae* (габитус) и может рассматриваться как близкий к исходному предковому типу подсекции *Esulae.*

Россия: Читинская обл., Амурская обл., Приморский край. — Эндемик.

Ser. 3. *Esula* Prokh., 1964, цит. соч.: 234 (*Esulae*); Прох., 1949, цит. соч.: 429, 329, descr. ross., s. str.; Байков, 1994, цит. соч.: 125, s. str.; Гельтман, 2001, цит. соч.: 159, p. max. p.; Байков, 2002, Turczaninowia, 5, 4 : 11.

Typus: *E. esula* L.

Ряд рассмотрен в узком смысле: *E. laifolia* и *E. borodinii* выделены в новый ряд *Latifoliae*, *E. dahurica* перемещен в ряд *Lucidae*, ксероморфные узколистные виды с малолучевым верхушечным зонтиком перенесены в ряд *Leptocaula* Geltm.

41. *E. esula* L., 1753, Sp. Pl.: 461; Байков, 2002, цит. соч.: 13.

Описан из Европы: «Habitat in Germania, Belgio, Gallia».

Lectotypus (Байков, 2002a): Herb. Linn. No. 630.64 (LINN, photo LE!).

Россия: Тюменская обл., Курганская обл., Омская обл., Новосибирская обл., Кемеровская обл., Алтайский край, Республика Алтай, Красноярский край, Хакасия, Тува, Иркутская обл., Бурятия, Читинская обл., Якутия, Хабаровский край, Приморский край, п-ов Камчатка, о-в Сахалин. Казахстан. Монголия. Китай: Синьцзян-Уйгурский авт. р-н. — Зап. и Вост. Европа, Кавказ, Средиземноморье, Малая Азия, Сев. Америка (заносное).

По-видимому, в Европе *E. esula* был практически поглощен в результате гибридизаций с *E. virgata*. В относительно неизмененном виде *E. esula* сохранился в бореальной Северной Азии. Вопрос о применении названия *E. esula* к североазиатским растениям осложнен отсутствием в протологе указаний на распространение вида в Сибири, а также выбором лектотипа (Байков, 2002a).

42. *E. borealis* Baikov, 2002, цит. соч.: 17. — *Euphorbia discolor* auct. non Bertol., 1850, nec Ledeb. XI. 1850: Turcz., 1856, l. c.: 2, 2 : 87; Прох., 1949, цит. соч.: 423, p. p.

Typus: Новосибирская обл. Окр. Новосибирска. Сосновый лес. 06 IX 2006 (цв.), К. С. Байков (NSK).

Россия: Тюменская обл., Курганская обл., Омская обл., Новосибирская обл., Кемеровская обл., Алтайский край, Республика Алтай, Красноярский край, Хакасия, Тува, Иркутская обл., Бурятия, Читинская обл., Якутия, Хабаровский край, Приморский край. Казахстан: Восточно-Казахстанская обл. Монголия (сев.). Китай: Синьцзян-Уйгурский авт. район. — Эндемик.

43. *E. maackii* Meinsh., 1871, Beitr. Kenntn. Russ. Reich. 26 : 204; Байков, 2002, цит. соч.: 19.

Описан из Якутии: «Sandige Abhange auf der Insel Sochechaja, 7 Juli, bluhend und mit jungen Fruchten».

Примечание. Я не обнаружил типового экземпляра в Гербарии БИН РАН, где он должен храниться.

Россия: Якутия. — Эндемик.

44. *E. lenensis* Baikov, 1996, Новости сист. высш. раст. 30 : 116; он же, 1996, цит. соч.: 50; он же, 2002, цит. соч.: 20.

Описан из Иркутской обл. Typus: Regio Ircutensis, distr. Mamsko-Tshuiensis, ad ripam fluminis Lena sinistram, 3 km infra pagum Ust-Tshuia, 185 m s. m., in glareoso, 1 IX 1977, M. Ivanova et A. Solovjev, № 2350 (LE! isotypus — NSK!).

Россия: Иркутская обл., Якутия. — Эндемик.

45. *E. korshinskyi* Geltm., 1996a, l. c.: 281; Гельтм., 1996б, цит. соч.: 85. — *E. esula* auct. non L.: Крылов, 1881, Тр. общ. естеств. при Казан. ун-те, 12, 4 : 274, p. p.; Korsh., 1898, Mém. Sci. Pétersb., ser. 8, 7, 1 (Tent. Fl. Ross. Orient.): 376, p. p.; Байков, 1994, цит. соч.: 125, p. p.; он же, 1996, цит. соч.: 44, p. p. — *E. gmelinii* auct. non Steud.: Серг., 1964, цит. соч.: 3385, p. p. — *E. borodinii* Sambuk × *E. gmelinii* Steud.: Гельтм., 1996а, цит. соч.: 286 (fide Гельтман, 1996б, цит. соч.: 86).

Описан из Пермской обл. Typus: Ural, prov. Perm, Kynowski Sawod, P. Krylow 679, s. d. (LE!).

Россия: Тюменская обл., Курганская обл., Омская обл. Казахстан: Восточно-Казахстанская обл. — Эндемик.

Причиной для описания этого вида явилось более узкое, чем в наших публикациях, понимание Д. В. Гельтманом видов этой группы, что, безусловно, вызвано большим числом видов, описанных для территории Восточной Европы. Придерживаясь более умеренной точки зрения на видовую самостоятельность отдельных морфологических форм из полиморфного комплекса *E. esula* s. l., я бы отнес данный вид к *E. borealis*. С другой стороны, эта точка зрения не является единственно верной. Считаю возможным, в отличие от ранней позиции, выделение мелких видов, если оно подтверждается их эколого-географическими параметрами и согласуется с представлениями о механизмах видообразования в этом полиморфном комплексе. Принадлежность *E. korshinskyi* комплексу *E. borealis* (=*E. discolor* auct.) подтверждает и автор описания этого вида (Гельтман, 1996б).

46. *E. tshuiensis* (Prokh.) Ser., 1935, Фл. Зап. Сиб. 8 : 1880; Прох., 1949, цит. соч.: 440; Байков, 1996, цит. соч.: 56. — *Tithymalus tshuiensis* Prokh., 1933, Сист. зам. Томск. унив. 20 : 1. — *E. esula* var. *caesia* C. A. Mey., 1833, l. c.: 182; Ledeb., 1850, l. c.: 576; Boiss., 1862, l. c.: 161; Крылов, 1909, цит. соч.: 1193.

Typus: Altai, in sterilissimus lapidosis deserti Tshujae, (fl.), N 712, A. Bunge (LE!, isotypus — TK!).

E. tshuiensis (Prokh.) Serg. var. tuvinica Baikov var. nov. — Plantae perennes, 20—30 cm alt., foliis linearibus, 2—4 cm lg., 2—4 mm lt.

Typus: (тип): Тувинская АССР, Улуг-Хемский р-н, Зап. Саян, Уюкский хр., окр. д. Эрбек, южн. склон, выс. 900 м. Лапчатково-тонконогово-пырейно-ковыльная каменистая степь. 1975.07.21 (отпл.), М. Ломоносова, Т. Грушевская (NS).

Многолетние растения 20—30 см выс.; листья линейные, 2—4 см дл., 2—4 мм шир.

Россия: Республика Алтай, Тува. Монголия. — Эндемик.

Ser. 4. *Leptocaula* Geltm., 2000, цит. соч.: 109, s. str.; он же, 2001, цит. соч.: 161. — *Euphorbia* L. sect. *Esula* W. D. J. Koch ser. *Esula* Prokh., 1964, цит. соч.: 223; Прох., 1949, цит. соч.: 419, 327, descr. ross., p. p.; Байков, 1994, цит. соч.: 125, p. p. —

E. sect. *Esula* W. D. J. Koch ser. *Virgatae* Prokh., 1964, цит. соч.: 1 : 234; Прох., 1949, цит. соч.: 429, 329, descr. ross., p. min. p.; Байков, 1994, цит. соч.: 125, p. min. p.

Typus: *E. leptocaula* Boiss.

Ряд принят здесь в узком смысле и объединяет тонкостебельные степные виды с малолучевым верхушечным зонтиком, узкими (до 3 мм шир.) срединными листьями и серовато-зелеными брактеями во время цветения.

47. *E. kirimzjulica* Stepanov, 1994, Флороген. анализ: 84; Степанов, 2000, Бот. журн. 85, 3 : 74; Байков, 1996, цит. соч.: 48.

Описан из Красноярского края. Typus: Prov. Krasnojarsk, distr. Ermakovskij, 25 km ad meridiem ab pago Tanzybaj, fl. Kirimzjul (affluentiae sinistrae fl. Bolschoj Kebesh), 8 km ab ostio, denudationes „Maralia Skala" expositiones austro-orientalis, 05 VII 1993, N. Stepanov (NS!, isotypi — LE!, KRAS).

Россия: Красноярский край. — Эндемик.

48. *E. microcarpa* Prokh. ex Kryl., 1935, цит. соч.: 1878; Павл., 1935, цит. соч.: 452; Прох., 1949, цит. соч.: 429; Серг., 1964, цит. соч.: 3385; Байков, 1996, цит. соч.: 52. — *Tithymalus microcarpus* Prokh., 1933, цит. соч.: 171, nom. inval. (pro syn.); Прох., 1949, цит. соч.: 420. — *E. kaleniczenkoi* Czern., 1859, Консп. раст. окр. Харькова: 55, p. p.; Гельтм., 1996, цит. соч.: 278, p. p.; он же, 1996, цит. соч.: 77, p. p. — *E esula* var. *gracilis* Kryl., 1909, цит. соч.: 1193. — *Galarhoeus subtilis* Prokh., 1941, цит. соч.: 48. — *E. subtilis* Prokh., 1941, цит. соч.: 48, nom. altern. — *E. leptocaula* auct. non Boiss.: Крыл., 1909, цит. соч.: 1194.

Описан из Казахстана. Typus: «Семипалатинская обл., Каркаралинский уезд, берег р. Талды. Солонцеватый луг. 27/VI 1914, С. Е. Кучеровская № 322» (LE! isotypus — LE!).

Россия: Тюменская обл., Курганская обл., Омская обл., Новосибирская обл., Алтайский край, Республика Алтай. Казахстан: Восточно-Казахстанская обл. — Вост. Европа (Гельтман, 1996).

Принято считать, что название *Euphorbia microcarpa* было обнародовано Прохановым (1933). Однако оно приведено в этой работе только как синоним, поэтому его обнародование нельзя считать действительным (Международный кодекс ботанической номенклатуры, ст. 34.1). Первым его обнародовал П. Н. Крылов (1935).

49. *E. karoi* Freyn, 1896, Österr. Bot. Zeitschr. 46 : 58; Прох., 1949, цит. соч.: 424; Попов, 1959, цит. соч.: 822, p. min. p.; Пешкова, 1979, цит. соч.: 649, p. min. p.; Байков, 1996, цит. соч.: 47; он же, 1997, Фл. и раст. рес. Забайк. 1 : 31. — *Tithymalus karoi* (Freyn) Prokh., 1949, цит. соч.: 424, pro syn.

Описан из Даурии. Lectotypus (Байков, 1994): Dahuria, Steingeroll am Nerczflus, v rossypach skal nad Nerczei 1892, legit. F. Karo, N 8 (LE!).

Россия: Иркутская обл. Читинская обл. — Эндемик.

50. *E. leoncroizatii* (Hurusawa) Oudejans, 1989, Phytologia, 67, 1 : 46; id., 1990, World Cat. Euph.: 232; Czer., 1995, Vasc. pl. form. USSR: 225. — *Galarhoeus croizatii* Hurusawa, 1954, l. c.: 249. — *E. esula* var. *cyparissioides* Boiss., 1862, l. c.: 161, p. p.; Ком., 1904, цит. соч.: 690; Maxim., 1883, l. c.: 840; Байков, 1996, цит. соч.: 44; он же, 1997, Фл. и раст. рес. Забайк. 1 : 31. — *E. discolor* subsp. *karoi* (Freyn) Bassargin, 1981, Бот. журн. 66, 3 : 430, quoad pl. excl. typo; Губанов, 1996, цит. соч.: 75. — *E. cyparissias* auct. non. L.: Ledeb., 1850, l. c.: 574, p. p.; Turcz., 1856, l. c.: 86; Ком. и Клобукова-Алисова, 1925, цит. соч.: 287, p. p.; они же, 1932, цит. соч.: 711. — *E. kaleniczenkoi* auct. non Czern.: Kitagawa, 1937, Lineam. Fl. Manch.: 58; Hurusawa, 1940, l. c.: 392, incl. var. *nana* Hurusawa. — *E. croizatii* auct. non Leandri, 1946: Kitag., 1956, Journ. Jap. Bot. 31 : 304; id., 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh.: 426; Ворош., 1982, цит.

соч.: 389. — *E. karoi* auct. non Freyn: Попов, 1959, цит. соч.: 822; Малышев, 1972, Высокогорн. фл. Стан. нагорья : 116; Пешкова, 1972, Степн. фл. Байк. Сиб.: 79, p. max. p. — *E. discolor* auct. non Ledeb.: Грубов, 1982, цит. соч.: 179, p. p. — *Galarhoeus kaleniczenkii* Kitagawa, 1937, Rep. Inst. Sci. Res. 1 : 263; id., 1937, Bull. Inst. Sci. Res. Manch. 1—3.

Описан из Сев.-Вост. Китая (Маньчжурии). Typus: Manchuria, prov. Fengtien, in monte Daiosho-zan. 1930. M. Kitagawa (Hurusawa, 1954 : 249).

Россия: Иркутская обл., Бурятия, Читинская обл. Китай (Сев.-Вост.). — Эндемик. Новый для флоры Сибири вид, ранее относимый к *E. karoi* s. l.

51. *E. cyparissias* L., 1753, Sp. Pl.: 461; Ledeb., 1850, l. c.: 574, s. str.; Boiss., 1862, l. c.: 160; Крылов, 1935, цит. соч.: 1874; Прох., 1949, цит. соч.: 439; Байков, 1993, Сиб. биол. журн. 2 : 76; он же, 1996, цит. соч.: 43; Гельтм., 1996, цит. соч.: 280. — *Tithymalus cyparissias* (L.) J. Hill, 1768, l. c.: 172.4; Scop., 1772, l. c.: 339; Lam., 1779, Fl. Fr. 3 : 96. — *Galarhoeus cyparissias* (L.) Small ex Rydb., 1932, Fl. Praires et Plains Centr. N. Amer.: 520; Прох., 1941, цит. соч.: 53. — *Esula cyparissias* (L.) Haw., 1812, l. c.: 155; id., 1819, l. c.: 170.

Описан из Европы («Habitat in Misnia, Bohemia, Helvetia, G. Narbonensi»). Lectotypus (Baikov, hoc loco): Herb. Linn. N 630. 67 (LINN, photo LE!).

Россия: Курганская обл. (заносный?). — Зап. и Вост. Европа, Средиземноморье, Сев. Америка (заносный).

Ser. 5. *Virgatae* Prokh., 1964, цит. соч.: 234; Прох., 1949, цит. соч.: 429, 329, descr. ross., s. str.; Байков, 1994, цит. соч.: 125, s. str.; Гельтм., 2001, цит. соч.: 160, p. p.

Typus: *E. virgata* Waldst. et Kit.

Ряд рассмотрен в узком смысле: с учетом морфологических и экологических различий степные виды с высотой побегов до 40 см и относительно короткими и узкими листьями выделены в ряд *Subcordatae*.

52. *E. virgata* Waldst. et Kit., 1803—1804 (1805), l. c.: 176, t. 162, non Desf., 1804; Ledeb., 1850, l. c.: 575, p. p. (excl. var.); Boiss., 1862, l. c.: 159, p. p. (excl. var.); Крылов, 1909, цит. соч.: 1191, s. str. (excl. var.); Байков, 1996, цит. соч.: 57; Губанов, 1996, цит. соч.: 75; Гельтм., 1996, цит. соч.: 278; он же, 1996, цит. соч.: 77; он же, 1998, Ann. Bot. Fenn. 35 : 116, p. p.; Байков, 2001, цит. соч.: 171. — *Esula virgata* (Waldst. et Kit.) Haw., 1819, l. c.: 171. — *Euphorbia virgata* var. *virgata* C. A. Mey., 1833, l. c.: 181. — *Tithymalus virgatus* (Waldst. et Kit.) Garcke, 1849, l. c.: 292. — *E. esula* subsp. *tommasiniana* (Bertol.) Nyman, 1881, Consp.: 652; A. R. Smith et Tutin, 1968, l. c.: 226. — *E. virgata* var. *typica* Kryl., 1909, цит. соч.: 1191. — *Tithymalus waldsteinii* Soják, 1972, l. c.: 177. — *E. waldsteinii* (Soják) Czer. II 1981, Сосуд. раст. СССР: 216; A. R. Smith, XI 1981, Kew Bull. 36, 2 : 216, nom. superfl. — *E. subesula* Charit., 1996, цит. соч.: 107, рис. 34.

Описан из Европы: «Habitat, si altiora loca montosa demas, per omnem fere Hungariam, Croatiam et Sclavoniam locis siccis: velut inaggeribus, marginibus et versuris agrorum, inque pratis» (PR). Typus: точное местонахождение неизвестно.

Россия: Тюменская обл. (юж. часть), Курганская обл., Омская обл., Новосибирская обл., Кемеровская обл., Алтайский край, Республика Алтай, Красноярский край (юж. часть), Хакасия, Тува, Иркутская обл., Бурятия, Хабаровский край, Приморский край, п-ов Камчатка, о-в Сахалин. Казахстан. Монголия. Китай: Синьцзян-Уйгурский авт. район. — Зап. и Вост. Европа, Кавказ, Средиземноморье, Малая Азия.

53. *E. jaxartica* (Prokh.) Kryl., 1935, цит. соч.: 1875; Павл., 1935, цит. соч.: 453; Прох., 1933, цит. соч.: 192, nom. inval. (pro syn.); Прох., 1949, цит. соч.: 446; Га-

маюн., 1963, цит. соч.: 99; Насимова, 1983, цит. соч.: 63. — *E. virgata* var. *orientalis* Boiss., 1862, l. c.: 160. — *E. esula* L. var. *pubescens* Regel, 1880, l. c.: 402. — *Tithymalus jaxarticus* Prokh., 1933, цит. соч.: 192. — *E. virgata* subsp. *jaxartica* (Prokh.) Prokh., 1964, цит. соч.: 234. — *E. virgata* auct. non Waldst. et Kit.: Kar. et Kir., l. c.: 744; Б. Федч., 1916, цит. соч.: 311, p. p.

Описан из Средней Азии. Typus: Tian-Schan occidentalis. In valle fl. Tschirtschik prope pagum Kara-bach haud procul ab urbe Taschkent. 1926.05.28. (fl. et fr.) Leg. Vvedensky (LE!).

Казахстан: Восточно-Казахстанская обл. Китай: Синьцзян-Уйгурский авт. р-н. — Средняя Азия.

Опубликованный рисунок (Проханов, 1933, рис. 66) значительно отличается от типового гербарного образца и не соответствует диагнозу вида.

54. *E. uralensis* Link, 1822(I—VI), Enum. Pl. Hort. Berol. Alt. 2 : 14; Fisch. ex Schrank, 1822, Denksehr. Bot. Ges. Regensb. 2 : 48; Крылов, 1935, цит. соч.: 1876; Байков, 1996, цит. соч.: 57; Гельтм., 1996, цит. соч.: 278. — *E. virgata* var. *β*. Roep., 1924, l. c.: 64. — *E. virgata* var. *uralensis* (Link) C. A. Mey., 1833, l. c.: 181; Ledeb., 1850, l. c.: 575; Boiss., 1862, in DC., Prodr. 15, 2 : 160; Крыл., 1909, цит. соч.: 1192. — *Tithymalus uralensis* (Link) Prokh., 1933, цит. соч.: 203. — *Galarhoeus uralensis* (Link) Prokh., 1941, цит. соч.: 54, p. p.

Описан с Урала. Typus: montibus Uralensibus. Herb. Fischer (LE!).

Россия: Тюменская обл. (юж. часть), Курганская обл., Омская обл., Новосибирская обл., Алтайский край, Республика Алтай (сев. часть). Казахстан. — Вост. Европа (юго-вост.).

Ser. 6. Subcordatae Baikov ser. nov. — *Euphorbia* sect. *Esula* W. D. J. Koch ser. *Virgatae* Prokh., 1964, цит. соч.: 233, p. min. p.; он же, 1949, цит. соч.: 311, 337 (descr. ross.), p. min. p.; Байков, 1994, цит. соч.: 125, p. min. p. — *E.* sect. W. D. J. Koch ser. *Caesiae* Geltm., 2001, цит. соч.: 161, p. p., excl. typo.

Herbae perennes 20—40 cm alt. Caules glabri vel brevi-pubescentes. Folia caulina media basi dilatata, subcordata, rotundata, raro subcuneata, obovato-oblonga vel sublinearia, obtusiuscula, subcoriacea, 1.5—3(4) cm lg., 3—6(10) mm lt. Inflorescentia paniculato-umbellata: umbella terminalis 6—12-radiata, radiis semel vel bis bifidis. Folia radiorum floriferorum subcoriacea, non flavescentia. Capsula 3.5—4.5 mm lg. et diam., elevato-punctata. Glandulae cornibus longiis apice interdum subdilatatis. Semina ellipsoidea, albo-cinerea, caruncula minuta breviconica sessili obsita.

Typus: *E. subcordata* Ledeb.

Многолетние травы 20—40 см выс. Стебли голые или опушенные короткими волосками. Срединные листья в основании расширенные, полусердцевидные, закругленные, редко почти оттянутые, яйцевидно-продолговатые до почти линейных, притупленные, почти кожистые, короткие, 1.5—3(4) см дл., 3—6(10) см шир. Соцветие метельчато-зонтиковидное, верхушечный зонтик 6—12-лучевой. Лучи однажды или дважды двураздельные. Листья на цветоносных лучах плотные, не желтоватые. Коробочки 3.5—4.5 мм дл. и диам., по спинкам мерикарпиев приподнято-точечные. Нектарники с длинными, на концах иногда расширенными, рожками. Семена эллипсоидальные, беловато-серые, снабженные небольшим короткоконическим сидячим придатком.

Тип: *E. subcordata* Ledeb.

55. *E. subcordata* Ledeb., 1830, l. c.: 25; C. A. Mey., 1833, l. c.: 184; Kar. et Kir., 1841, l. c.: 744; iid., 1842, op cit. 15, 2 : 449; Ledeb., 1850, l. c.: 577; Boiss., 1862, l. c.: 161, p. p., excl. syn.; Крылов, 1935, цит. соч.: 1879, p. p.; Байков, 1996, цит. соч.: 56,

р. р.; Гельтм., 1996, цит. соч.: 83. — *E. eriophylla* Kar. et Kir., 1841, l. c.: 744; iid., 1842, l. c.: 450; Stschegleew, 1854, l. c.: 194. — *E. caesia* var. *pilosa* (Kar. et Kir.) Ledeb., 1850, l. c.: 77. — *Tithymalus subcordatus* (Ledeb.) Klotzsch, 1860, l. c.: 88; Прох., 1933, цит. соч.: 178, р. р., excl. syn. — *Galarhoeus subcordatus* (Ledeb.) Prokh., 1941, цит. соч.: 1 : 60, р. р.

Описан из Восточного Казахстана «Hab. in lapidosis montium Dolen kara deserti soongoro-kirghisici trans fl. Kurtschum». Lectotypus (Байков, 1994 : 126): Altai, in montibus Dolen-Kara prope 1. Noor-Saissan (Herb. Fischer) (LE!).

Казахстан: Восточно-Казахстанская обл. — Средняя Азия.

Указание на то, что *E. eriophylla* был впервые отождествлен с *E. subsordata* во «Флоре СССР» (Губанов и др., 1988 : 37), неточное, поскольку ранее это сделал Буасье (l. c.), потом Проханов (1933). Следует также отметить, что еще ранее *E. eriophylla* был отнесен к *E. caesia* в качестве опушенной разновидности *E. caesia* var. *pilosa* Ledeb. (Ledebour, 1850). Мы не разделяем этого мнения Ледебура, поскольку срединные листья главного побега *E. eriophylla* в большинстве случаев более широкие, в основании почти сердцевидные, в соцветии — полукруглые или почковидные, что не соответствует диагнозу *E. caesia* s. str.

56. *E. lunulata* Bunge, 1831, Mém. Sav. Étr. Pétersb. 2 : 133; id., 1833, Enum. Pl. China Bor.: 59; Boiss., 1862, l. c.: 162; Maxim., 1883, l. c.: 841; Ком., 1904, цит. соч.: 691; Kitag., 1979, l. c.: 428; Грубов, 1982, цит. соч.: 178; Губанов, 1996, цит. соч.: 75. — *Galarhoeus lunulatus* (Bunge) Kitagawa, 1936, Rep. First Sci. Exped. Manch. Sect. 4—4 : 89; Hurusawa, 1954, l. c.: 239.

Описан из Сев. Китая («Hab. in saxosis montium Pekino vicinorum»). Lectotypus (Baikov, hoc loco): Ch. bor. Bunge (Herb. Fischer) (LE!).

Монголия. Китай.

57. *E. rossica* P. Smirn., 1929, Изд. Гос. Тимиряз. Инст.: 1; id., 1929, Feddes Repert. 26 : 233; Гельтм., 1996, цит. соч.: 280, р. р.; он же, 1996, цит. соч.: 84. — ? *E. cyparissias* var. *pubescens* C. A. Mey., 1833, l. c.: 180. — ? *E. esula* var. *humilior* C. A. Mey., 1833, l. c.: 183; Ledeb., 1850, l. c.: 576. — *E. subcordata* var. *glabra* f. *obtusifolia* Kryl., 1909, цит. соч.: 1195; он же, 1935, цит. соч.: 1879. — *E. subcordata* auct. non Ledeb.: Korsh., 1898, l. c., р. р.; Доктуровский, 1909, в Федченко и Флеров, Фл. Евр. Росс. 2 : 616; Байков, 1996, цит. соч.: 56; он же, 2001, цит. соч.: 171. — *E. gmelinii* auct. non Steud.: Прох., 1949, цит. соч.: 422, р. р.

Описан из Средней России («Hab. in steppis prov. Nishni-Novgorod distr. Ssergacz»). Neotypus (Гельтман, 1996а: 281; 1998б: 200): Нижегородская губ., Сергачский у., между Ендовищами и Красным Яром, 06 VII 1930. (пл.), В. В. Алехин, С. С. Станков (LE!).

Россия: Тюменская обл. (юж. часть), Курганская обл., Омская обл., Новосибирская обл., Томская обл., Кемеровская обл., Алтайский край, Респ. Алтай, Красноярский край (юж. часть), Хакасия, Тува. Казахстан: Восточно-Казахстанская обл. Китай: Синьцзян-Уйгурский авт. район. — Вост. Европа.

Принимаемый за *E. subcordata* s. l., ранее для флоры Северной Азии не приводился.

Ser. 7. *Caesiae* Geltm., 2001, цит. соч.: 161, s. str.
Typus: *E. caesia* Kar. et Kir.

58. *E. caesia* Kar. et Kir., 1841, l. c.: 743; iid., 1842, l. c.: 15, 2 : 450; Ledeb., 1850, l. c.: 576, р. р., excl. var.; Б. Федч., 1916, цит. соч.: 311; Байков, 1996, цит. соч.: 42; Гельтм., 1996а, цит. соч.: 281; он же, 1996б, цит. соч.: 83. — *E. cyparissias* var. *glab-*

riuscula C. A. Mey., 1833, l. c.: 180. — *Tithymalus caesius* (Ledeb.) Klotzsch, 1860, l. c.: 87; Прох., 1933, цит. соч.: 178, p. min. p. — *E. esula* var. *cyparissioides* Boiss., 1862, l. c.: 161, p. p., excl. syn. — *E. subcordata* var. *glabra* f. *typica* Kryl., 1909, цит. соч.: 1195; Крыл., 1935, цит. соч.: 1879; Лошкарева, 1977, цит. соч.: 14. — *Galarhoeus subcordatus* (L.) Prokh., 1941, цит. соч.: 60. — *Galarhoeus caesius* (Kar. et Kir.) Hurusawa, 1954, l. c.: 249. — *E. subcordata* auct. non Ledeb.: Korsh., 1898, l. c.: 378; Доктуровский, 1909, цит. соч.: 616; Крылов, 1935, цит. соч.: 1879, p. p.; Байков, 1994, цит. соч.: 126, p. p.; Баландин, 1994, цит. соч.: 307, p. p.; Харитонцев, 1994, цит. соч.: 282. — *E. uralensis* auct. non Link: Черепнин, 1963, цит. соч.: 184; Беглянова, 1979, цит. соч.: 221, p. p. — *E. borszczowii* auct. non Prokh.: Серг., 1964, цит. соч.: 3386.

Описан из Восточного Казахстана («Hab. in montosis deserti Soongoro-Kirghisici prope Arkat. Fl. Majo»). Lectotypus (Губанов и др., 1998 : 37): In montosis deserti Soongoro-Kirghizici prope Arkat. Leg. Karelin et Kiriloff N 442. a. 1840 (im. fr.) Soc. Imp. Nat. Cur. Mosqu. (LE!).

Россия: Алтайский край, Хакасия, Тува. Казахстан (вост.). Монголия. — Вост. Европа.

Я. И. Проханов (1933) посчитал несущественными отличия *E. caesia* от *E. subcordata* и на этом основании свел его в синонимы к последнему. Указание на отождествление *E. caesia* с *E. subcordata* во «Флоре СССР» (Губанов и др., 1998 : 37) неточное, поскольку впервые эти два вида были объединены в «Систематическом обзоре молочаев Средней Азии» (Проханов, 1933). Сравнивая первоописания видов, Проханов пытался показать, что Карелин и Кирилов не отличали *E. caesia* от *E. subcordata*: «в самом деле, *E. subcordata* C. A. Mey. характеризуется листьями „e basi subsordata (vel rotundata) sensim attenuata", но и *E. caesia* Kar. et Kir. также листьями „basi attenuatis, paulo supra basin dilatatis ad apicem sensim attenuatis"» (Проханов, 1933 : 181). Согласно протологам, виды различаются формой листьев: у *E. subcordata* срединные листья из полусердцевидного основания кверху (!) постепенно оттянутые, строго ланцетовидные; у *E. caesia* срединные листья линейные, в основании оттянутые, немного выше основания расширенные. Помимо этого, важны различия в форме лучевых листочков соцветия, опушении завязей (у *E. caesia* коробочки голые) и особенно — в ширине листьев (у *E. subcordata* по протологу 10—12 мм шир., у *E. caesia* обычно 3—5 мм шир.). Следует отметить *E. subcordata* C. A. Mey. включен в список Карелина и Кирилова, следовательно, они различали эти два вида, причем различия эти, по их мнению, были весьма существенными, поскольку они не стали указывать *E. subcordata* при обсуждении родства *E. caesia*, который по форме листьев действительно стоит ближе к *E. esula*, *E. virgata* и *E. cyparissias*. Ареалы *E. caesia* и *E. subcordata* перекрываются (в Восточном Казахстане виды могут встречаться в непосредственной близости), но местообитания видов различаются: *E. caesia* приурочен к песчаным полупустыням, а *E. subcordata* — к каменистым разнотравно-злаковым степям. Такое соседство иногда приводит к образованию промежуточных форм.

Ser. 8. *Andrachnoides* Prokh., 1964, цит. соч.: 233; Прох., 1949, цит. соч.: 413, 326 (descr. ross.); Гельтм., 2001, цит. соч.: 161, p. min. p.

Typus: *E. andrachnoides* Schrenk.

Серия объединяет виды пустынно-степных местообитаний. Достаточно широкие (по сравнению с длиной) листья свидетельствуют о происхождении их от другой предковой формы, чем видов ряда *Subcordatae*. По сравнению с ними более термофильны, распространены южнее последних. Ареалы видов концентрируются в Средней Азии, где и произошла дивергенция видов в результате возросшего дефицита влаги, обусловленной редукцией внутренних водных бассейнов. С учетом морфологических и эколого-географических характеристик из состава ser. *Andrachnoides* должны быть исключены *E. buhsei* Boiss., *E. oidorhiza* Pojark. и, возможно, *E. buschiana* Grossh.

59. *E. andrachnoides* Schrenk, 1844, Bull. Phys.-Math. Acad. Pétersb. 2 : 197; Ledeb., 1850, l. c.: 577; Павл., 1935, цит. соч.: 453; Прох., 1949, цит. соч.: 418; он же, 1964, цит. соч.: 233; Гамаюн., 1963, цит. соч.: 91; Насимова, 1983, цит. соч.: 68. — *Tithymalus andrachnoides* (Schrenk) Klotzsch, 1860, l. c.: 88; Прох., 1933, цит. соч.: 181. — *E. subcordata* auct. non C. A. Mey.: Boiss., 1862, l. c.: 161. — *E. subcordata* var. *andrachnoides* (Schrenk) Trautv. ex O. et B. Fedtsch., 1916, цит. соч.: 309. — *E. subcordata* var. *eriophylla* auct. non Boiss.: Крылов, 1909, цит. соч.: 1195.

Описан из Центр. Казахстана («in rupestribus aridis montium Ulutau»). Lectotypus (Baikov, hoc loco): Aridis montium Ulutau. 1842. (fr.) Schrenk (LE!).

Россия: Алтайский край. Казахстан (вост.). — Казахстан (Казахский мелкосопочник).

Проханов (1933) расширил представление о морфологических границах *E. andrachnoides*, указав, что эти растения обычно имеют заметное опушение. На карте распространения *E. andrachnoides* (1933 : 234) он указал одну точку в пределах Алтайского края, но не привел ее в списке исследованных образцов.

60. *E. saurica* Baikov, 1999, Бот. журн. 84, 4 : 108.

Описан из Вост. Казахстана. Typus: «Kazakhstania Orientalis, jugum Saur, circiter 10 km ultra trajectum Saican, depressio Akkizel, declivitas australis argilloso-arenosis (in stratis argillosis et arenosis), 16 VI 1998, fl. et im. fr., A. N. Kuprijanov, K. Baikov» (LE, isotypi — ALTB, NSK, TK).

Казахстан (вост.). — Эндемик.

61. *E. distincta* Stschegleew, 1854, Bull. Soc. Nat. Moscou, 27, 1 : 195.

Описан из Средней Азии. Lectotypus (Губанов и др., 1998 : 63): Ad montes Alatau a. 1844, Karelin (LE!).

Казахстан (вост.). Монголия. — Эндемик.

Согласно указанным в диагнозе признакам плодов, данный вид принадлежит не секции *Paralias*, куда относится *E. humilis*, а секции *Esula*. По нашему мнению, он близок к *E. andrachnoides*, однако Щеглеев не сравнил их между собой. Он близок также к *E. saurica*. В результате недавно проведенной инвентаризации результатов экспедиционных исследований Г. С. Кирилова и И. П. Карелина, выполненной сотрудниками Гербария МГУ (Губанов и др., 1998), в декабре 1997 г. был выбран цитированный выше лектотип *E. distincta*. К сожалению, я пока не имел возможности его исследовать. Согласно диагнозу, к этому виду относятся растения, собранные А. Л. Эбелем в Зап. Монголии.

Благодарности

Автор благодарен Д. В. Гельтману за ценные замечания и советы при подготовке статьи.

Исследование выполнено при поддержке грантов президента Российской Федерации для молодых докторов наук (МД-2030.2004.4), Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-48493), интеграционного гранта СО РАН № 34, премии Администрации Новосибирской области.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байков К. С. К систематике сибирских молочаев: сравнительно-морфологический анализ плодов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 4. С. 106—111.

Байков К. С. Положение сибирских видов в системе рода *Euphorbia* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 6. С. 122—128.

Байков К. С. Сем. *Euphorbiaceae* — Молочайные // Флора Сибири. *Geraniaceae* — *Cornaceae*. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 38—58, 205—209.

Байков К. С. Система секции *Holophyllum* рода *Euphorbia* // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 105. Вып. 5. 2000. С. 44—47.

Байков К. С. Конспект секции *Tulocarpa* рода *Euphorbia* в Северной Азии // Turczaninowia. 2001. Т. 4. Вып. 4. С. 37—63.

Байков К. С. К систематике молочаев из родства *Euphorbia esula* L. в Северной Азии // Turczaninowia. 2002а. Т. 5. Вып. 4. С. 10—22.

Байков К. С. Род Молочай (*Euphorbia* L., *Euphorbiaceae*) в Северной Азии: систематика, хорология, филогения: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск, 2002б. 32 с.

Байков К. С. К систематике *Euphorbia potaninii* (*Euphorbiaceae*) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Барнаул, 2003а. С. 102—106.

Байков К. С. К систематике *Euphorbia soongarica* и близких видов во флоре Северной Азии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003б. Т. 108. № 5. С. 41—47.

Байков К. С., Хан И. В. Новый вид *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) из Восточного Казахстана (Калбинский хребет) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 12. С. 1891—1894.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Гельтман Д. В. Сем. *Euphorbiaceae* // Флора Восточной Европы. СПб., 1996а. Т. 9. С. 256—287.

Гельтман Д. В. Систематические заметки о видах подсекции *Esula* рода *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) флоры Восточной Европы // Бот. журн. 1996б. Т. 81. № 9. С. 73—89.

Гельтман Д. В. Новый ряд подсекции *Esula* Boiss. рода *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) // Новости систематики высших растений. СПб., 2000. Т. 32. С. 108—111.

Гельтман Д. В. Ряды подсекции *Esula* Boiss. секции *Esula* Dumort. рода *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) // Новости систематики высших растений. СПб., 2001. Т. 33. С. 157—163.

Грубов В. И., Имханицкая Н. Н. Сем. *Euphorbiaceae* Juss. // Каталог типовых образцов сосудистых растений Центральной Азии, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE) / Под ред. В. И. Грубова. СПб., 2000. С. 101—106.

Губанов И. А., Багдасарова Т. В., Баландина Т. П. Научное наследие выдающихся русских флористов Г. С. Карелина и И. П. Кирилова / Под ред. Р. В. Камелина. М., 1998. 95 с.

Крылов П. Н. Род *Euphorbia* // Флора Западной Сибири. Томск, 1935. Вып. 8. С. 1859—1882.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс) / Пер. с англ. СПб., 2001. 210 с.

Проханов Я. И. Систематический обзор молочаев Средней Азии. М.; Л., 1933. 241 с.

Проханов Я. И. Euphorbia L. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 14. С. 304—495, 734—744 (Addenda).

Проханов Я. И. Конспект системы молочаев СССР. Добавления и изменения // Новости систематики высших растений. Л., 1964. Т. [1]. С. 226—237.

Сочава В. Б., Тимофеев Д. А. Физико-географические области Северной Азии // Доклады Института географии Сибири и Дальнего Востока. Иркутск, 1968. Вып. 19. С. 13—19.

Федотова К. П. Флора Курганской области. Курган, 1988. 111 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Boissier E. Euphorbieae // Candolle A. P. de. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1862. Vol. 15. Pars 2.1. P. 3—188.

Bunge A. Enumeratio plantarum, quas in China boreali collegit. Anno. 1831. Separatum. St. Petersburg, 1833. 72 p.

Hitchcock A. S., Green M. L. Standard-species of Linnaean genera of Phanerogamae (1753—1754) // International Botanical Congress. Cambridge, 1930. P. 111—199.

Hurusawa I. Eine nochmalige Durchsicht des herkommlichen Systems der Euphorbiaceen im weiteren Sinne // Fac. Sci. Univ. Tokyo. Sect. 3. Bot. 1954. Vol. 6. Pt 6. P. 209—341.

Jacquin N. Flora Austriaca: seu plantarum selectarum in Austriae archiducatu sponte crescentium icones Vienna Austriae. Wien, 1778, Vol. 5. Pl. 401—450. 56 p.

Karelin G. Enumeratio plantarum quas in Turcomania et Persia Boreali legit // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1839. Vol. 12. N 2. P. 141—177.

Karelin G., Kirilow J. Enumeratio plantarum anno 1840 in regionibus altaicis et confinibus collectarum // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1841. Vol. 14. N 4. P. 703—840.

Karelin G., Kirilow J. Enumeratio plantarum in desertis Songoriae orientalis et in jugo summarum Alpium Alatau anno 1841 collectarum // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1842. Vol. 15. N 2. P. 432—453.

Ledebour C. F. Euphorbia L. // Flora rossica. Stuttgartiae. 1850. Vol. 3(2). P. 557—580.

Maximowicz C. J. Diagnoses plantarum novarum asiaticarum. Fasc. 5 // Bull. Acad. Sci. Petersb. 1883. Vol. 29. P. 51—228.

Meinshausen K. F. Nachrichten über das Wilui-Gebiet in Ostsibirien gesammelt und zusammengestellt // Beiträge zur Kenntniss des Russischen Reiches. St. Petersburg, 1871. Vol. 26. 246 p.

Millspaugh C. F. Praenunciae bahamensis // Publ. Field Columbian Mus. Bot. 1909. P. 305.

Molero J. Proposal to conserve *Euphorbia falcata* L. (*Euphorbiaceae*) with a conserved type // Taxon. 1993. Vol. 42. P. 715—717.

Necker N. J. de. Enumeratio stirpium Palatinarum annis 1768 & seq. collectarum // Hist. comment. Acad. Elect. Theod.-Palat. 1770. Vol. 2. P. 446—496.

Roeper J. Enumeratio Euphorbiarum quae in Germania et Pannonia gignuntur. Gottingae, 1824. 68 p.

Ruprecht F. Euphorbiaceae // Maximowicz C. J. Primitiae florae amurensis. Versuch einer Flora des Amurlandes. Petersbourg, 1859. P. 238—241.

Smirnow P. A. Euphorbia rossica M., 1929. Отд. отт. 1 с.

Wheeler L. C. The genera of the living *Euphorbiaceae* // Amer. Middl. Nat. 1943. Vol. 30. P. 456—503.

Zhou S. Q. Euphorbiaceae // Flora Intramongolica. Huhhot. 1989. Vol. 3. P. 441—455.

SUMMARY

The synopsis of the North-Asian species of the genus *Euphorbia* is presented (61 species grouped in 21 series, 11 subsections, 8 sections, 2 subgenera). Valid names, typification and lists of synonyms are vertified. Asiatic part of *E. humifusa* Willd. was excluded as *E. pseudochamaesyce* C. A. Mey. New name *E. taquetii* Léveillé et Vaniot (1908) is revealed instead of *E. savaryi* Kiss. (1921). New species for the North-Asian flora are: *E. rossica* P. Smirn., which was mixed with *E. subcordata* auct. non Ledeb.; *E. leoncroizatii* (Hurusawa) Oudejans, earlier regarded as *E. karoi* auct. non Freyn; forgotten *E. distincta* Stschegleew from East Kazakhstan; recently described *E. korshinskyi* Geltm. from East Europe and new species *E. kalbaensis* from Kazakhstan. The lectotypes for *E. pseudochamaesyce* C. A. Mey., *E. maculata* L., *E. fischeriana* Steud., *E. blepharophylla* Ledeb., *E. mandshurica* Maxim., *E. lunulata* Bunge, *E. andrachnoides* Schrenk are chosen. New authorities of the names *E. blepharophylla* Ledeb., *E. latifolia* Ledeb., *E. subcordata* Ledeb. are suggested. Loci classici and distribution of species in administrative regions of the Northern Asia and neighbouring territories are given. Taxonomic boundaries of subsections and series are marked more exactly: the series *Leptocaula* is accepted in strict sense, new series *Latifoliae* and *Subcordatae* are described, as well as *E. tshuiensis* var. *tuvinica*.

УДК 581.522 (571.6)

Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 1

© Л. М. Пшенникова

НОВЫЙ ВИД РОДА *TRAPA* (*TRAPACEAE*) С ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

L. M. PSHENNIKOVA. A NEW SPECIES OF THE GENUS *TRAPA* (*TRAPACEAE*) FROM THE EAR EAST OF RUSSIA

Ботанический сад-институт ДВО РАН
690024 Владивосток, ул. Маковского, 142
Факс (4232) 38-80-41
E-mail: pshennikova@yandex.ru
Поступила 21.04.2006

Описан новый вид *Trapa nedoluzhkoi* с юга Дальнего Востока России (Приморский край).
Ключевые слова: *Trapa*, новый вид, Приморский край, Россия.

Для уточнения видовой принадлежности в течение трех лет в природных условиях нами наблюдался водяной орех, который по своим морфологическим особенностям отличался от известных видов рода *Trapa* российского Дальнего Востока. Описываем это растение в качестве нового вида.

Trapa nedoluzhkoi Pshennikova sp. nov.

Fructus parvi, teracornes, 2 cm alt., 2.5—2.6 cm lt (cornibus superioribus inclusis), denudati, superficie onmino glabri. Collum 0.5 cm alt., 3 mm lt., ecoronatum. Cornua inferiora 1 cm lg., corporis medio perpendiculariter adnata; superiora inferioribus aequalia, sursum leviter incurvata; omnia spinulosa. Laminae foliorum basi truncatae vel late cuneatae, glabrae 1.8—2.2 cm lg., 2.5 cm lt., apice rubrescentes. Petioli 4—4.5 cm lg., parce pubescentes, vesiculis aëriferis bene evolutis.

Typus: Regio Maritima (Primorskij kraj), districtus Anuczino, brachium fluminis Arsenjevka circa 1 km a pago Czernischevka remotum, 19 IX 2005, L. Pschennikova, L. Mironova, M. Archipova (LE, isotypus — VBGI).

Affinitas. A specie proxima *T. maximowiczii* Korsh. cornibus inferioribus corporis medio adnatis differt.

Species in memorian botanici rossici florae Orientis Extremi in vestigatoris cl. V. Nedoluzhkoi nominatur.

Плоды мелкие, четырехрогие, 2 см выс., 2.5—2.6 см шир. по верхним рогам, без опушения, поверхность рогов и тела плода гладкая. Шейка плода 0.5 см выс., 0.3 см шир., коронки нет. Нижние рога «отходят» с середины тела ореха, 1 см дл. и располагаются перпендикулярно телу ореха. Верхние рога по длине равны нижним, слегка загнуты вверх. Шипики имеются как на верхних, так и на нижних рогах. Листовая пластинка с усеченным или широко-клиновидным основанием, голая, 1.8—2.2 см дл., 2.5 см шир. Верхняя часть листовой пластинки с красноватым оттенком. Черешки длинные, 4—4.5 см дл., слабо опушенные, с хорошо выраженными плавательными пузырями.

Тип: Приморский край, Анучинский р-н, протока р. Арсеньевки, на расстоянии около 1 км от поворота на с. Чернышевку, 19 IX 2005, Л. М. Пшенникова, Л. Н. Миронова, М. Н. Архипова (LE, изотип — VBGI).

Родство. От близкого вида *T. maximowiczii* Korsh. отличается центральным расположением нижних рогов.

Вид назван в память русского ботаника, исследователя флоры Дальнего Востока В. А. Недолужко.

Благодарности

Автор выражает благодарность А. Н. Сенникову за помощь в переводе описания вида на латинский язык.

SUMMARY

The new species *Trapa nedoluzhkoi* Pshennikova from the Russian Far East is described. It differs from a related species *Trapa maximowiczii* by central position of lower horns, and from another related species *Trapa natans* var. *rubeola* (from Japan) by lack of corona.

УДК 582.715 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 1

© С. Б. Гончарова,[1] М. Н. Колдаева,[1] Р. В. Дудкин,[2] Т. В. Роднова[1]

ДОПОЛНЕНИЯ К СЕМЕЙСТВУ *CRASSULACEAE* РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

S. B. GONTCHAROVA, M. N. KOLDAEVA, R. V. DOUDKIN, T. V. RODNOVA. SUPPLEMENTS TO THE *CRASSULACEAE* FAMILY OF THE RUSSIAN FAR EAST

[1] Ботанический сад-институт ДВО РАН
690024 Владивосток, ул. Маковского, 142
Факс (4232) 38-80-41
E-mail: flora@bgi.dvo.ru
[2] Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Поступила 07.07.2005
Окончательный вариант получен 13.03.2006

Описан новый нотовид *Aizopsis* × *pilosa* S. B. Gontch. et Koldaeva, приведены сведения о находке *Hylotelephium pseudospectabile* (Praeger) S. H. Fu — нового для флоры России вида, и новые данные о местонахождениях 3 видов флоры российского Дальнего Востока.

Ключевые слова: *Crassulaceae*, находки, новый нотовид, новый вид для России.

Сем. *Crassulaceae* (толстянковые) является объектом нашего изучения около 15 лет. За это время вышел ряд публикаций, посвященных изучению таксономического состава этого семейства во флоре российского Дальнего Востока (Абанькина, Гончарова, 1995; Гончарова, 2000а, Гончарова, 2000б; Дудкин, Гончарова, Волкова, 2001; Gontcharova, 1999). За период, прошедший с момента выхода последней публикации, нами был выявлен новый нотовид и сделаны интересные находки. Эти данные отражены в настоящей статье. Гербарные образцы хранятся в Гербариях Ботанического сада-института ДВО РАН (VBGI) и Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Aizopsis × pilosa S. B. Gontch. et Koldaeva nothosp. nov.

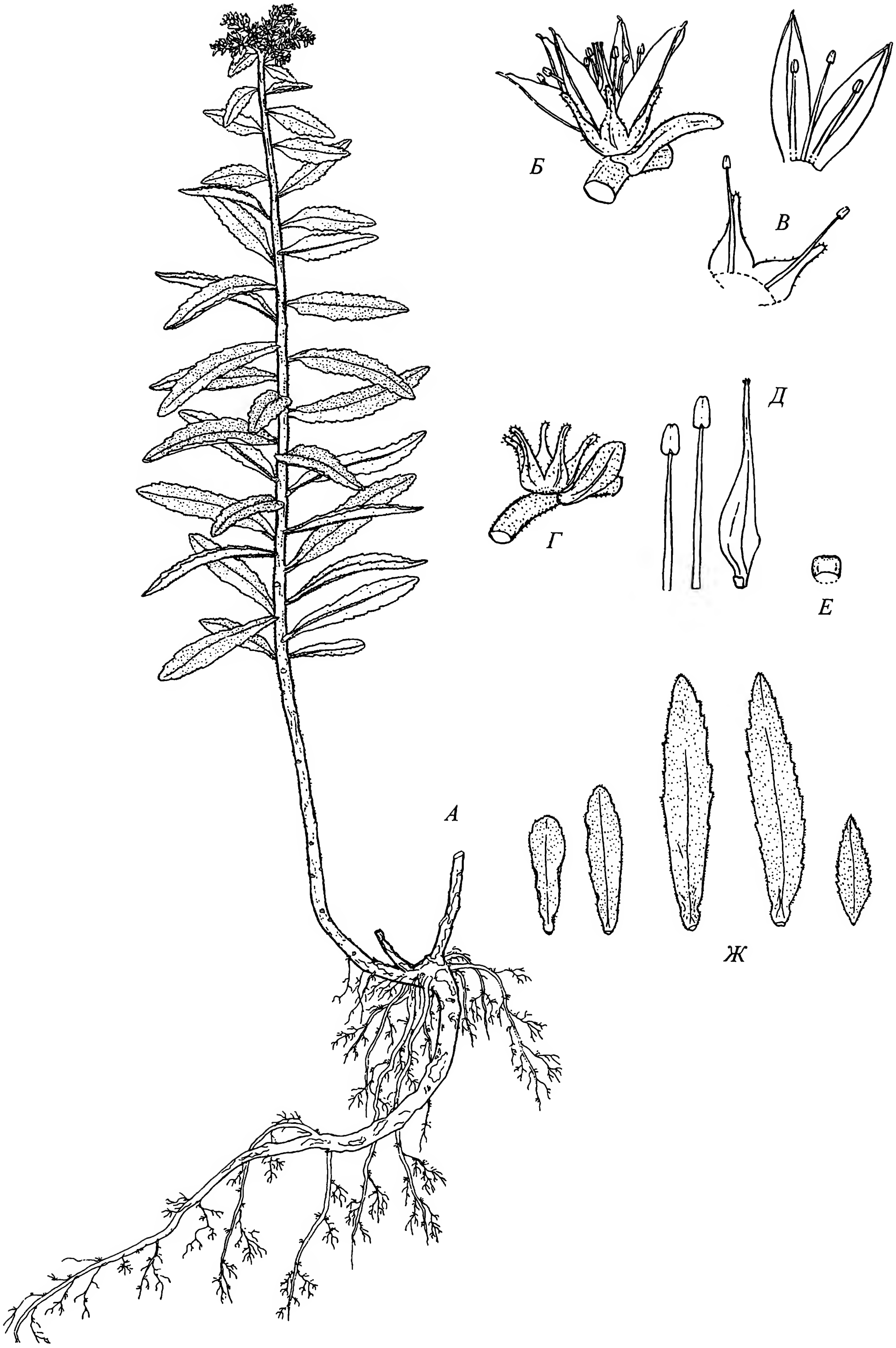
Planta perennis hemicryptophytion, floriferi caules annui, rhizomate brevi, radii tenue, iniformis. Caules simplices, 1—5, erecti, usque 60 cm longi, superne sparse pilosi. Folia angusto-lanceolata, basi angusto-cuneata, apice acuta, atroviridia, saepe rubella, pilosa, dentata. Inflorescentia cyma frondosa corymbosa. Flores sessiles. Sepala basiconnata, pauce pilosa, elongato-triangulata, apice cuneata. Petala citrina, anguste elliptica, carinata. Stamina petalis breviora. Nectaria transverse quadrangularia. Carpella basi connata.

Typus: «Prov. Primorskensis, distr. Partizanskij, prope pagum Lozovii, ad pedem montis Senkina Shapka, in clivis rupestribus calcareus, copiosissime. 19 VII 2001, M. Koldaeva, S. Gontcharova» (LE: isotypus — VBGI).

Affinitas. *Aizopsis aizoon* (L.) Grulich. et *Aizopsis selskiana* (Regel et Maack) Grulich hujus speciei hybrida probabiliter parentes sunt. A specie *A. aizoon* pubescentia, folia et nectaria forma, petalum et stamine proportione differt, a specie *A. selskiana* floribus sessilibus, sepalis forma, pubescentia sparciore differt.

Distributio: Oriens Extremus Rossiae, Prov. Primorskensis. Endemic.

Многолетник, гемикриптофит с однолетними генеративными побегами. Корневище короткое, корни тонкие, шнуровидные. Побеги неветвистые, в числе 1—5, прямостоящие, до 60 см выс., папиллезно-волосистые в верхней части. Листья узкие, удлиненно ланцетные, с оттянутым основанием и заостренной верхушкой,


Б
В
Д
Г
Е
А
Ж

зубчатые, темно-зеленые, часто красноватые, слабо папиллезно-волосистые. Соцветие — фрондозно-фрондулезный щитковидный цимоид. Цветки сидячие, чашелистики, сросшиеся в основании, очень слабо опушенные, удлиненно треугольные, с оттянутой верхушкой. Лепестки лимонно-желтые, узколанцетные, с хорошо выраженным килем. Тычинки короче лепестков. Нектарники широко-четырехугольные. Плодолистики, сросшиеся в основании. (Рис. 1).

Тип: «Приморский край, Партизанский р-н, окр. пос. Лозовый, подножие горы Сенькина Шапка, каменистые осыпи, в массе. 19 VII 2001. М. Н. Колдаева, С. Б. Гончарова» (LE; isotypus — VBGI).

Родство. Вероятно, родительскими видами являются *Aizopsis aizoon* (L.) Grulich и *A. selskiana* (Regel et Maack) Grulich. От *A. aizoon* отличается наличием опушения, формой листа, широко-четырехугольной формой нектарника, соотношением длины лепестка и тычинки, от *A. selskiana* — сидячими цветками, формой чашелистиков, интенсивностью опушения.

Распространение: Дальний Восток России, Приморский край. Эндемик. Обитает на каменистых выходах известняков.

Hylotelephium pseudospectabile (Praeger) S. H. Fu, 1980, Bull. Bot. Lab. N. E. Forest. Inst., Harbin 6 : 73. — *Sedum pseudospectabile* Praeger, 1917. Journ. Bot. 55 : 40.

Приводим описание этого вида, поскольку для флоры России он указывается нами впервые.

Корневища короткие, корни клубневидные, веретеновидные, мясистые. Побеги не ветвистые, в числе 1—5, прямостоящие или приподнимающиеся, 30—60 см выс. Листья в мутовках по 3, реже по 4, редко супротивные; сидячие, яйцевидные или эллиптические, 3.5—7 см дл., 1.5—4 см шир., цельнокрайные или слабо зубчатые. Соцветие — щитковидный или метелковидный тирс до 7 см в диам. Цветоножки короткие. Чашелистики яйцевидно-ланцетные, 1—1.5 мм дл.; лепестки розовые, яйцевидно-ланцетные, 3.5—4.5 мм дл. Тычиночные нити с пыльниками до 6 мм дл., тычиночные нити розовые, пыльники малиновые; нектарники удлиненно-клиновидные, около 0.5 мм. Плодолистики 3.5—4 мм дл. Цветет в июле—августе, плодоносит в августе—сентябре. (Рис. 2).

Описан по растениям, выращенным из семян, полученных от Prof. I. Bayley Balfour «Chingwangtao, on the coast east of Pekin, 1910» (Praeger, 1917). R. Praeger (1917) указывает, что семена описанного им вида были получены и из Японии (Ботанический сад университета Саппоро) под названием *Sedum spectabile*, от которого, однако, данный вид четко отличается. Praeger (1917) отмечает, что основные отличия от близкого *H. spectabile* (*Sedum spectabile*) — сидячие, округлые (не оттянутые) в основании листья, соотношение длины листьев и междоузлий (листья равны междоузлиям), размеры цветков и более ранние сроки цветения.

На скалистых склонах и каменистых россыпях. В настоящее время известно единственное местонахождение вида на российском Дальнем Востоке: «Приморский край, Хасанский р-н, сопка Приозерная, середина первого пика, скалы. 25 VIII 2003. В. В. Якубов, С. Б. Гончарова, А. А. Гончаров». Общ. распр.: Китай, п-ов Корея.

Ранее для флоры России не указывался.

Рис. 1. *Aizopsis* × *pilosa*.

А — общий вид, *Б* — цветок, *В—Е* — детали строения цветка: *В* — лепестки и тычинки, чашелистики и тычинки, *Г* — чашечка, *Д* — тычинки и плодолистик, *Е* — нектарники; *Ж* — листья.

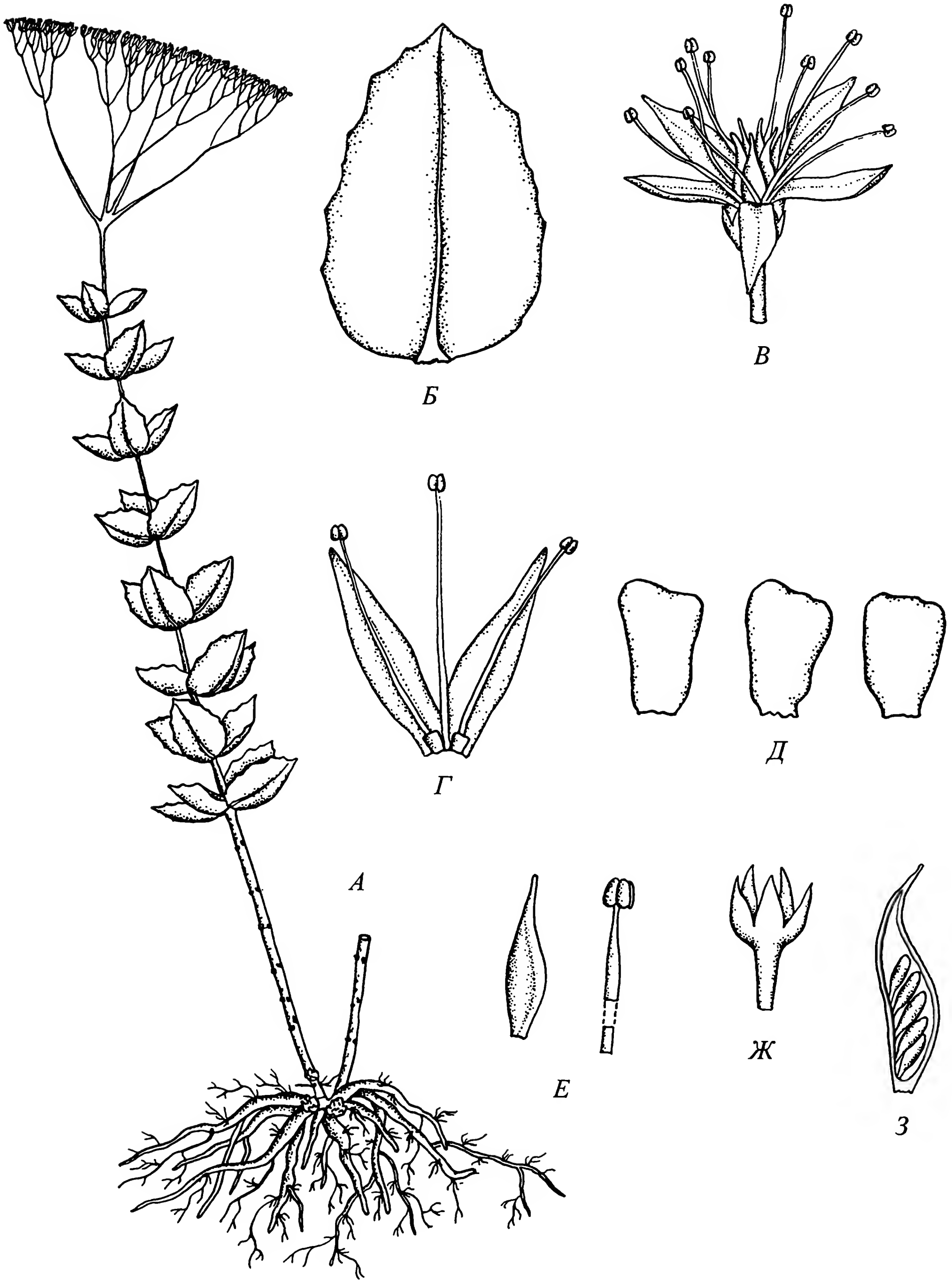


Рис. 2. *Hylotelephium pseudospectabile*.

А — общий вид; *Б* — лист; *В* — цветок; *Г—З* — детали строения цветка: *Г* — лепестки, тычинки и нектарники; *Д* — нектарники, *Е* — плодолистик и тычинка, *Ж* — чашечка, *З* — плодолистик с завязями.

Hylotelephium verticillatum (L.) H. Ohba, 1977, Bot. Mag. Tokyo, 90 : 54. — *Sedum verticillatum* L. 1753, Sp. Pl. 430.

На Дальнем Востоке России указан в следующих флористических районах (Безделева, 1995; Гончарова, 2000а): Камч., Сев.-Сах., Южно-Сах., Южно-Кур. Для Уссурийского флористического района приводится нами впервые: «Приморский край, Хасанский р-н. Мыс Молот. Морская терраса. 11 VIII 2003. С. Б. Гончарова, А. А. Гончаров». Общ. распр.: Вост. Сиб., Китай, Сев. Корея, Япония.

Orostachys aggregata (Makino) H. Hara, 1935, Bot. Mag. Tokyo, 49 : 73. — *Cotyledon aggregata* Makino, 1910, Bot. Mag. Tokyo, 24 : 72.

На Дальнем Востоке России указан в следующих флористических районах (Безделева, 1995; Гончарова, 2000б): Южно-Сах., Южно-Кур. Общ. распр.: Япония (о-в Хоккайдо и север о-ва Хонсю).

Для Уссурийского флористического района приводится впервые: «Приморский край, Тернейский р-н, трасса Рудная Пристань—Пластун, Шандуйские озера, приморские галечники, часто. 18 VIII 2004. С. Б. Гончарова, А. А. Гончаров»; там же, Тернейский р-н, Сихотэ-Алинский заповедник, оз. Благодатное, пески у озера, редко, 23 VIII 2004, они же».

Orostachys paradoxa (A. P. Khokhr. et Worosch.) Czer., 1995, Vasc. Pl. Russia a. Adj. States (former USSR): 193. — *S. paradoxum* A. P. Khokhr. et Worosch., 1970, Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, 75 : 42.

До недавнего времени вид был известен только из типового местонахождения: «Приморский край, Тернейский р-н, пос. Светлая. Галечник близ морского побережья. 9 IX 1967. В. Н. Ворошилов, А. П. Хохряков». В 2001 г. был собран Р. В. Дудкиным еще в одном пункте: «Приморский край, Лазовский р-н, окр. МБС „Заповедное”, остров Второй, скалы 20 IX 2001. Собрал Р. В. Дудкин, определила С. Б. Гончарова». Мы считали этот вид синонимом *Orostachys furusei* Ohwi (Гончарова, 2000б), однако изучение типового образца и находка Р. В. Дудкина позволила нам изменить мнение. *O. paradoxa* является эндемиком Уссурийского флористического района.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абанькина М. Н., Гончарова С. Б. Новые и редкие виды сосудистых растений острова Монерон (Японское море) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 112—114.

Безделева Т. А. Crassulaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. Т. 7. С. 214—235.

Гончарова С. Б. О таксономии представителей подсемейства *Sedoideae* (*Crassulaceae*) российского Дальнего Востока. (I). Роды *Hylotelephium* и *Aizopsis* // Бот. журн. 2000а. Т. 85. № 5. С. 121—128.

Гончарова С. Б. О таксономии *Sedoideae* российского Дальнего Востока. (II). Роды *Rhodiola* и *Orostachys* // Бот. журн. 2000б. Т. 85. № 5. С. 120—128.

Дудкин Р. В., Гончарова С. Б., Волкова С. А. Новый вид рода *Orostachys* (*Crassulaceae*) из Приморского края // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 6. С. 143—146.

Gontcharova S. B. Conspectus of *Sedoideae* (*Crassulaceae*) of the Russian Far East // Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo). 1999. Ser. B. Vol. 25. P. 49—63.

Praeger R. L. Some new species of Sedum // J. Bot. Vol. 55. 1917. P. 38—44.

SUMMARY

The new nothospecies *Aizopsis × pilosa* S. B. Gontch. et Koldaeva is described, and the species *Hylotelephium pseudospectabile* (Praeger) S. H. Fu new to the flora of Russia is recorded. In addition, new localities of three crassulacean species, *Hylotelephium verticillatum*, *Orostachys aggregata* and *Orostachys paradoxa* are recorded in the Russian Far East.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (571.63) 582.683.2

© Д. А. Герман

CLAUSIA TRICHOSEPALA (*CRUCIFERAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ РОССИИ

D. A. GERMAN. *CLAUSIA TRICHOSEPALA* (*CRUCIFERAE*),
A NEW SPECIES TO THE FLORA OF RUSSIA

Алтайский государственный университет
656049 Барнаул, пр. Ленина 61
Факс (3852) 67-09-28
E-mail: d_german@inbox.ru
Поступила 19.05.2006

Сообщается о находке на юге российского Дальнего Востока даурско-маньчжурского вида *Clausia trichosepala* (Turcz.) Dvořák, ранее для России не указывавшегося. Приводятся морфологическая характеристика, данные по экологической приуроченности и общем распространении вида. Таксон лектотипифицирован.

Ключевые слова: флористические находки, *Cruciferae*, *Clausia trichosepala*, Россия, Дальний Восток.

При ревизии дальневосточных материалов Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) по роду *Dontostemon* Andrz. ex C. A. Mey. среди сборов *Dontostemon dentatus* (Bunge) Ledeb. было обнаружено 4 гербарных образца, собранных в двух пунктах южной части Приморского края: 1) «Среди известковых скал у отвесного обрыва, сев.-сев.-вост. склон сопки, на наносной почве. Встречается группами (в другом месте района не встречал)». Известковый завод по тракту д. Нарва—Барабаш в Посьетском р-не Приморской области [=Хасанском р-не Приморского края]. 24 июля 1926 г. № 83. Студ. А. Саверкин» (3 листа); 2) «Южно-Уссурийский край. Урочище Барабаш. Собр. капитан Тавринский». Эти растения при определенном сходстве с *D. dentatus* заметно отличаются от него рядом признаков: формой стеблевых листьев (от широколанцетной до яйцевидной, а не преимущественно узколанцетной), внезапно оттянутых в черешок (а не постепенно к основанию суженных), значительно более широких (до 30, а не 2—10 мм шир.) и регулярно крупнозубчатых (а не имеющих несколько расставленных, обычно небольших зубцов) по краю. По совокупности отмеченных признаков и по высоте растений (до 60 см выс.), эти образцы в гораздо большей степени напоминают другой вид рода *Dontostemon* — *D. hispidus* Maxim., эндемичный для Южного Приморья (Беркутенко, 1988; Голубкова, 1950), однако они существенно отличаются и от *D. hispidus* чрезвычайно скудным (а не густым щетинистым) опушением, составленным короткостебельчатыми железками и крупными простыми волосками (а не длинностебельчатыми железками и смесью простых волосков — крупных отстоящих и мелких полуприжатых) и прямо вверх направленными (а не более-менее отклоненными) стручками. Но наиболее существенно отличие обсуждаемых образцов от обоих видов *Dontostemon* заключается в наличии у них свободных (а не сросшихся попарно) медианных (длинных) тычинок. В пределах рода *Dontostemon* (incl. *Dimorphostemon* Kitag.) свободными длинными тычинками обладают лишь 3 вида: *D. glandulosus* (Kar. et Kir.) O. E. Schulz, *D. pinnatifidus* (Willd.) Al-Shehbaz et H. Ohba и *D. tibeticus* (Maxim.) Al-Shehbaz (Zhou et al., 2001); при этом все 3 вида характеризуются перистыми листьями. Таким образом, отнесение цитированных образцов к роду *Dontostemon* в его нынешнем понимании невозможно. Однако сходство с видами именно этого рода вполне закономерно. Совокупность морфологических признаков обсуждаемых образцов — жизненная форма длительно вегетирующего однолетника; опушение, составленное смесью простых и многоклеточных железистых волосков; широкие, оттянутые в черешок зубчатые листья; свободные тычинки; прямостоячие стручки; уплощенные, несколько бугорчатые створки с заметной средней жилкой — указывает на их принадлежность к ранее неизвестному на территории России виду *Clausia trichosepala*, представляющему ближайший к *Dontostemon* род *Clausia* Korn.-Tr.

Ареал *C. trichosepala* охватывает северо-восток Китая (провинции Хэбей, Гирин (Цзилинь), Внутренняя Монголия, Шаньдун и Шаньси), п-ов Корею (Zhou et al., 2001) и северо-восток Монголии (Монгольско-Даурский ботанико-географический район) (Грубов, 1982; Губанов, 1996). Произрастает на каменистых, иногда закустаренных склонах, скалах, часто известняковых, в сухих сосновых лесах на высоте 1100—1700 м над ур. м. Обнаруженные местонахождения, по всей видимости, примыкают к основной части ареала вида и представляют восточный предел его распространения. В России существует вероятность нахождения *C. trichosepala* в Восточной Сибири (Ононская Даурия), на что указывает наличие сборов из монгольской части бассейна р. Онон, сделанных в непосредственной близости от границы с Россией (LE, MW). Такой же точки зрения придерживается и Р. В. Камелин (личное сообщение). Судя по имеющимся гербарным материалам, эта монгольско-даурская популяция, основная часть которой приурочена к хр. Эрен-Даба, достаточно (не менее чем на 700 км) удалена от основного ареала вида (ближайшие местонахождения — восточный макросклон Большого Хингана).

Современный центр разнообразия рода *Clausia* располагается в пределах Причерноморско-Казахстанской подобласти Евразиатской степной области (Казахский мелкосопочник—Улутау—Южный Урал). Здесь сосредоточено несколько эндемичных видов, очень близких к евразиатскому степному *C. aprica* (Steph.) Korn.-Tr. и, видимо, производных от последнего. *C. trichosepala* — единственный однолетний представитель *Clausia*, резко отличающийся жизненной формой от прочих (многолетних) его видов и не связанный в своем распространении с обозначенной территорией. Наличие наиболее обособленного вида *Clausia* — *C. trichosepala* — в восточной части Центральноазиатской подобласти степной области позволяет рассматривать именно эту территорию в качестве возможного центра происхождения рода *Clausia*, который не совпадает с нынешним центром его разнообразия. Подтверждает это также то, что данная территория представляет и область наибольшего разнообразия ближайшего к *Clausia*, также генетически степного ангаридского рода *Dontostemon*.

Поскольку в русскоязычной литературе *C. trichosepala* почти никогда не упоминался и подробно не описывался, приводим источник его первоописания и морфологическую характеристику. Описание составлено на основе литературных (Dvořák, 1966; Zhou et al., 2001) и собственных данных.

Clausia trichosepala (Turcz.) Dvořák, 1966, Phyton, 11 : 200. — *Hespeis trichosepala* Turcz., 1832, Bull. Soc. Nat. Moscou, 5 : 180.

Одно-дву(?)летнее растение до 70 см выс., опушенное единичными мелкими короткостебельчатыми железистыми и более длинными рассеянными простыми волосками либо, за исключением чашелистиков, голое. Стебли прямые, крепкие, простые или в верхней части, реже от основания, ветвистые, более или менее ребристые, негусто опушенные простыми отстоящими, часто слегка вниз направленными волосками либо голые. Листья голые или с единичными железками и немногочисленными простыми волосками преимущественно вдоль центральной жилки сверху и по краю; прикорневые рано увядающие, стеблевые многочисленные (10 и более), ланцетные, широколанцетные, узкояйцевидно-ланцетные, эллиптические или яйцевидные, (0.9)1.7—4.5(8) см дл., (0.2)0.5—2(3) см шир., крупно- и остропильчатые, на верхушке острые, все внезапно, реже более или менее постепенно суженные в черешок (2)5—15(30) мм дл., к моменту созревания плодов увядающие. Кисть густая, при плодах значительно (до ½ длины стебля) вытягивающаяся. Цветоножки косо вверх стоящие, (1.5)3—4 мм дл., при плодах почти горизонтальные и слабо удлиняющиеся, 4—7(10) мм дл., голые, крепкие, ребристые. Чашелистики (4)5—6(7) мм дл., 1.5—2 мм шир., в верхней половине с пучком простых волосков 1—1.7 мм дл., боковые в основании сильно мешковидно оттянутые. Лепестки розовые или фиолетовые, (10)12—14(17) мм дл., 3—5(7) мм шир.; ноготок 6—8 мм дл., отгиб эллиптический или обратнояйцевидный, 4.5—7(9) мм дл. Тычинки (4.5)5—8(10) мм дл., нити по всей длине 0.4—0.5 мм шир.; пыльники стреловидные, 1.4—1.8(3) мм дл. Плоды прямостоячие, прямые или едва изогнутые, (3.5)4.5—7(8.5) см дл., (1.2)1.5—1.8(2) мм шир., голые; створки почти плоские, над семенами выпуклые, с заметной центральной жилкой и развитой сетью боковых. Столбик (1)1.8—2(2.5) мм дл., рыльце головчато-двулопастное. Семена однорядные, до 32 в гнезде, широкоэллиптические, широкояйцевидные или почти округлые, плоские, 1.5—2 мм дл., 1.0—1.6 мм шир., по всей окружности с узкой, 0.15—0.25 мм шир., каймой. Цв. май—август, пл. май—сентябрь.

Описан из Сев.-Вост. Китая: «[Пров. Хэбей,] in rupestribus Chinae borealis prope oppidum Kalgan [Чжанцзянкоу]».

Лектотип (German, hic designatus): «*Cheiranthus trichosepalus* Turcz. In rupestribus Chinae borealis, 1831 [Turczaninow]» (LE!).

Изолектотип: «H*esperis trichosapalam*. In rupestris China borealis, 1831, Turcz. [aninow]» (KW; photo!).

С учетом приведенной находки число видов *Clausia*, отмеченных во флоре России, достигло 3 (вместе с *C. aprica* и *C. agideliensis* Knjasev) из 5, относимых к данному роду.

Благодарности

Выражаю искреннюю благодарность А. Ф. Ильинской (Институт ботаники им. М. Г. Холодного НАН Украины) за информацию об аутентичном образце *Clausia trichosepala*, Д. В. Гельтману, В. И. Дорофееву, А. Е. Бородиной-Грабовской за предоставление возможности работы с материалом в LE, а также Р. В. Камелину и Т. В. Егоровой за ценные замечания по статье.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беркутенко А. Н. Капустовые, или крестоцветные — *Brassicaceae* Burnett (*Cruciferae* Juss.) // Сосудистые растения Советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л., 1988. Т. 3. С. 38—115.

Голубкова В. Ф. К систематике рода *Dontostemon* Andrz. // Флора и систематика высших растений: Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. 1. М.; Л., 1950. Вып. 9. С. 71—106.

Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии (с атласом). Л., 1982. 442 с.

Губанов И. А. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М., 1996. 136 с.

Dvořák F. Some remarks on the genus *Clausia* // Phyton, 1966. Vol. 11. P. 199—206.

Zhou Taiyan, Lu Lianli, Yang Guang, Ishan A. Al-Shehbaz. Brassicaceae (*Cruciferae*) // Wu Zhengyi a. Peter H. Raven (ed.). Flora of China. Vol. 8 (*Brassicaceae* through *Saxifragaceae*). 2001, Beijing; St. Louis. P. 1—193.

SUMMARY

A record of a Dahurian-Manshurian species *Clausia trichosepala* (Turcz.) Dvořák (*Cruciferae*) in the south of the Russian Far East is reported. The species is a as new to the flora of Russia. The data on the general distribution, ecology, and morphological characteristics of the species are given; ltctotype specimen of *C. trichosepala* is designated.

УДК 581.9 (571.65) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 1

© Н. В. Синельникова

О НАХОДКЕ *HYALOPOA LANATIFLORA* (*POACEAE*) В МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

N. V. SINELNIKOVA. ON THE RECORD OF *HYALOPOA LANATIFLORA* (*POACEAE*) IN THE MAGADAN REGION

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН
685000 Магадан, Портовая, 18
Тел. 8-(41322) 35332
Факс 8-(41322) 34463 (GMT + 11)
E-mail: sinelnikova@ibpn.ru
Поступила 28.03.2006

Сообщается о находке *Hyalopoa lanatiflora* (Roshev.) Tzvelev s. l. в верховьях Колымы — нового вида для флоры Магаданской области.

Ключевые слова: *Hyalopoa lanatiflora*, Магаданская обл., Колыма.

Hyalopoa lanatiflora (Roshev.) Tzvelev s. l. был найден в Магаданской обл. в 2005 г. во время проведения инвентаризации флоры горных тундр хр. Малый Анначаг (верховья Колымы, южные отроги хр. Черского). Данный участок хр. Черского слабо изучен во флористическом отношении, гербарные сборы здесь ранее не проводились. Приводим новое обнаруженное нами местонахождение вида в Магаданской обл.: Тенькинский р-н, верховья р. Мал. Чубукалах, в 7 км к СВ от пос. Елочка (в 120 км от ССЗ от районного центра пос. Усть-Омчуг), хр. Мал. Анначаг (система Черского), луговина тундровая разнотравно-злаковая, редко, 16 VIII 2005, Н. В. Синельникова, (62°05′ с. ш., 148°40′ в. д.), около 1700 м над ур. м.

Собранные образцы хранятся в Гербарии Института биологических проблем Севера (MAG). Дубликат передан в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

Hyalopoa lanatiflora — восточносибирский вид, эндемик Верхояно-Колымской горной страны (Арктическая..., 1964). Описан из Якутии (Цвелёв, 1976). Распространен на территории Якутии в юго-восточной части кряжа Чекановского, на северной оконечности Хараулахских гор, в окрестностях Тикси, на хр. Сунтар-Хаята (Флора..., 1992; Секретарева, 2004). Встречается по всему Верхоянскому хр. и в системе хр. Черского. На территории бассейна Колымы и Магаданской обл. ранее не был отмечен. Ближайшее известное местонахождение вида находится в 520 км к ССЗ на Момском хр.

Найденные в верховьях Колымы экземпляры имеют сходство с *Hyalopoa lanatiflora* subsp. *momica* (Tzvelev.) Tzvelev., который описан из бассейна Индигирки (Момский хр., р. Илинь-Талынья, колл. В. А. Шелудякова, 1935) (Арктическая..., 1964). Растения этого подвида имеют нижние цветковые чешуи с острием до 0.7 мм, с волосками между жилками, листья с интенсивным сизоватым оттенком, что отличает их от *Hyalopoa lanatiflora* s. str. По мнению Н. Н. Цвелёва, видевшего собранные нами образцы *H. lanatiflora*, они, возможно, принадлежат к особому подвиду, для описания которого требуется дополнительный материал. Поэтому магаданские растения он рекомендует обозначить *H. lanatiflora* Tzvelev s. l.

В основной, субарктической, части ареала *H. lanatiflora* встречается в поясе подгольцовых редколесий, в гольцовом поясе — в щебнистых горных тундрах (Юрцев, 1974). В горных тундрах хр. Мал. Анначаг *Hyalopoa lanatiflora* отмечен на каменистых временных водотоках на высотах 1600—1800 м. На склонах горы Малый Анначаг растет на нивальных луговинах, на которых образует лужайки размером 1—1.5 м^2. Предпочитает щебнистые местообитания на выходах гранитоидов, достаточно увлажненные, на склонах световых экспозиций.

Оба подвида — *H. lanatiflora* subsp. *lanatiflora* и *H. lanatiflora* subsp. *momica* занесены в Красную книгу Республики Саха (Якутия) (Красная..., 1987) как эндемики Верхоянского, Черского и Момского хребтов соответственно. *Hyalopoa lanatiflora* охраняется на территории Усть-Ленского заповедника. В условиях удаленности высокогорий хр. Черского от населенных пунктов и отсутствия горнодобывающих предприятий местообитания *Hyalopoa lanatiflora* на территории Магаданской обл. в специальных мерах охраны не нуждаются.

Высокогорные массивы хр. Черского достаточно слабо изучены, на большей их части гербарных сборов не производилось, поэтому вид *Hyalopoa lanatiflora* может быть вероятно обнаружен на всем протяжении хр. Черского как на территории Якутии, так и в прилегающих районах Магаданской обл.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. М.; Л., 1964. Т. 2. С. 172—173.

Красная книга Якутской АССР. Новосибирск, 1987. С. 162—163.

Секретарева Н. А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М., 2004. 129 с.

Флора Сибири / Под ред. Л. И. Малышева, Г. А. Пешковой. Новосибирск, 1992. Т. 2. *Poaceae* (*Graminae*). С. 186—188.

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Юрцев Б. А. Poa lanatiflora Roshev. // Эндемичные высокогорные растения Северной Азии. Новосибирск, 1974. С. 9—10.

SUMMARY

The record of *Hyalopoa lanatiflora* (Roshev.) Tzvelev s. l. in the Upper Kolyma Region is reported, it being a new species to the Magadan Region (the North-Eastern Russia).

УДК 581.9 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 1

© Г. А. Лазьков, М. Ганыбаева

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ КИРГИЗИИ С ПАМИРО-АЛАЯ

G. A. LAZKOV, M. GANYBAEVA. NEW AND RARE SPECIES OF FLOWERING PLANTS OF KYRGYZSTAN FROM PAMIRO-ALAI

Биолого-почвенный институт НАН Кыргызстана, Лаборатория флоры (FRU)
Республика Кыргызстан, 720071, Бишкек, пр. Чуй, 265
E-mail: glazkov1963@mail.ru

Поступила 05.04.2006

Приводятся данные о некоторых новых и редких для Киргизии видов цветковых растений, собранных на Памиро-Алае, на Алайском и Туркестанском хребтах.

Ключевые слова: новые виды, флора, новые местонахождения, сосудистые растения, Киргизия, Памиро-Алай.

При определении материалов, собранных в экспедиции на территории Киргизии в 2005 г., а также при просмотре ранее собранного материала, хранящегося в Гербарии Биолого-почвенного института НАН Кыргызстана (FRU), были обнаружены не приводившиеся ранее для республики виды сосудистых растений. Для ряда известных в Киргизии видов указаны новые местонахождения, значительно расширяющие представления об их ареале. Все цитированные образцы переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), дубликаты хранятся в Гербарии Биолого-почвенного института НАН Кыргызстана (FRU). Аннотированный список находок приводится ниже.

1. *Acanthophyllum gypsophylloides* Regel.

Новый вид для Туркестанского хр.: «Ошская обл., Ляйлякский р-н, правобережье сая Пушлик, 27 VIII 1954, Васильева». Растения с Туркестанского хр. отличаются сильно опушенными стеблями.

2. *Anaphalis virgata* Thoms.

Новый вид для Туркестанского хр.: «Северный макросклон, ущелье реки Джеты-Кепере, близ слияния с рекой Ляйляк, осыпь, 1511 м над ур. м., 39°44″ с. ш., 70°01″ в. д., 16 VII 2005, Г. А. Лазьков». Вид недавно был приведен нами для территории Киргизии на Заалайском хр. (Лазьков, Смирнов, 2005).

3. *Asperuginoides axillaris* (Boiss. et Hohen.) Rauschert.

Ранее указывался с пестроцветов южной Киргизии без конкретных местонахождений (Айдаров и др., 1985). Имеются следующие образцы: «Ошская обл., Туркестанский хр., сев. макроскл., предгорья, уроч. Корозо близ с. Рават, сев. каменист. скл., 9 IV 1962, Айдарова, Убукеева».

4. *Campyloptera carnea* (Banks et Soland.) Botsch. et Vved.

Приводился для пестроцветных толщ южной Киргизии без указания конкретных местонахождений (Айдаров и др., 1985). Собран: «Ляйлякский р-н, Туркестанский хр., северный макросклон, с. Шалды-Балды, 24 IV 1978, Айдарова, Убукеева».

5. *Delphinium knorringianum* B. Fedtsch.

Новый вид для Туркестанского хр.: «Северный макросклон, близ пос. Кош-Булак (Восточный), окр. г. Сулюкта, арчевник, скалы, 2005 м над ур. м., 39°55″ с. ш., 69°42″ в. д., 14 VII 2005, Г. А. Лазьков». Ранее вид приводился для Алайского (Пахомова, 1972) и Атойнокского (Лазьков, 2004) хребтов.

6. *Eremurus alberti* Regel.

Новый вид для Киргизии: «Алайский хр., северный макросклон, перевал по дороге из г. Ош в г. Наукат, пестроцветы, цвет венчика алый, 5 V 2005, Г. А. Лазьков». В «Определителе растений Средней Азии» (Введенский, Ковалевская, 1971), указывался лишь для горла Ферганской долины и южного Памиро-Алая.

7. *Gypsophila alsinoides* Bunge.

Новый вид для Алайского хр.: «Северный макросклон, ущелье реки Сох, близ с. Ак-Турпак, пестроцветы, 860 м над ур. м., 40°10″ с. ш., 71°03″ в. д., 13 VI 2005, Г. А. Лазьков». Ранее в Киргизии был известен только из одной точки на Атойнокском хр. (Лазьков, 1991).

8. *G. spathulifolia* Fenzl.

Новый вид для Киргизии: «Алайский хр., северный макросклон, ущелье р. Сох, близ с. Ак-Турпак, пестроцветы, 860 м над ур. м., 40°10″ с. ш., 71°03″ в. д., 18 VII 2005, Г. А. Лазьков». В «Определителе растений Средней Азии» (Бондаренко, 1971) вид указывается для Ферганской долины, но, по-видимому, с территории Узбекистана, так как во «Флоре Киргизской ССР» (Никитина, 1955) и в работе В. А. Шулц (1989) для Киргизии не указывался.

9. *Onosma maracandica* Zak.

Новый вид для флоры Киргизии: «Туркестанский хр., северный макросклон, близ пос. Кош-Булак (Восточный) окр. г. Сулюкта, арчевник, скалы, 2005 м над ур. м., 39°55″ с. ш., 69°42″ в. д., 14 VII 2005, Г. А. Лазьков». Вид отличается от близкого *O. atrocyanea* Franch. более короткими цветками.

10. *Potentilla algida* Soják.

Новый вид для флоры Киргизии: «Туркестанский хр., северный макросклон, правобережье р. Ляйляк, урочище Озгоруш, урючное лесничество колхоза, облепиховые токои, цвет венчика желтый, 27 V 2002, М. Ганыбаева».

11. *Salvia spinosa* L.

Новый вид для флоры Киргизии: «Туркестанский хр., северный макросклон, басс. р. Козы-Богдан (Ляйляк) близ с. Кайрагач, 9 V 2005, Г. А. Лазьков». Приведенные в «Определителе растений Средней Азии» (Махмедов, 1987) ближайшее к Киргизии местонахождение вида относится к западным отрогам Туркестанского хребта.

12. *Stubendorffia botschantzevii* R. Vinogradova.

Новый вид для Туркестанского хр. «Пестроцветные обнажения между г. Сулюкта и с. Шалды-Балды, 30 V 1958, Убукеева, Филитова». Ранее вид считался эндемичным для Алайского хр. (Виноградова, 1974).

Благодарности

Исследования осуществлялись при финансовой поддержке проекта Международного научно-технического центра (МНТЦ). Грант KP-973: «Сохранение и использование гермоплазмы дикорастущей флоры Киргизии для решения генетико-селекционных и народнохозяйственных задач» («Conservation and use of germoplazm of Kyrgyzstan's wild flora for management of genetic-selection and economica tasks»), а также Киргизско-Немецкого научного проекта по изучению взаимодействия человек—окружающая среда в орехо-плодовых лесах южной Киргизии (Фонд Volkswagen Stiftung).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Айдарова Р. А., Султанова Б. А., Судницына И. Г. Флористические исследования пестроцветных толщ юга Киргизии // Флористические исследования в Киргизии. Фрунзе, 1985. С. 3—33.

Введенский А. И., Ковалевская С. С. Род *Eremurus* MB. // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1971. С. 14—27.

Виноградова Р. М. Род *Stubendorffia* Schrenk—Штубендорфия // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1974. Т. 4. С. 204—206.

Лазьков Г. А. Новый вид рода *Silene* L. (*Caryophyllaceae*) и другие новинки флоры Кыргызстана // Изв. АН Кыргызстана. Хим.-технол. и биол. науки. 1991. № 4. С. 43—45.

Лазьков Г. А. О новых и редких видах для флоры Кыргызстана // Новости систематики высших растений. СПб., 2004. Т. 36. С. 229—233.

Лазьков Г. А., Смирнов С. В. Новые и редкие для флоры Кыргызстана виды // Новости систематики высших растений. СПб., 2005. Т. 37. С.

Махмедов А. М. Род *Salvia* L. — Шалфей // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1987. Т. 9. С. 138—151.

Никитина Е. В. Род *Gypsophila* L. — Качим, Гипсолюбка // Флора Киргизской ССР. Фрунзе, 1955. Т. 5. С. 146—154.

Пахомова М. Г. Род *Delphinium* L. — Живокость // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1972. Т. 3. С. 156—181.

Шулц В. А. Род мыльнянка (*Saponaria* s. l.) во флоре СССР. Рига, 1989. 128 с.

SUMMARY

Data on some new and rare species to the flora of Kyrgyzstan from Alai and Turkestan Mountains are presented.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58

© Б. М. Миркин,[1] Л. Г. Наумова[2]

(*Рецензия*). АЛЬПИЙСКИЕ ЭКОСИСТЕМЫ: СТРУКТУРА И МЕХАНИЗМЫ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ / Под ред. В. Н. Павлова, В. Г. Онипченко и Т. Г. Елумеевой. М., 2005. 205 с. (Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника; вып. 30)

B. M. MIRKIN, L. G. NAUMOVA. (*A review*). ALPINE ECOSYSTEMS: STRUCTURE AND FUNCTIONS. Editors-in-chief: V. N. Pavlov, V. G. Onipchenko, T. G. Elumeeva. Moscow, 2005. 205 p. (Transactions of the Teberda Reserve. Issue 30)

[1] Башкирский государственный университет
450054 Уфа, ул. Фрунзе, 32
E-mail: geobot@bashnet.ru
[2] Башкирский государственный педагогический университет
450000 Уфа, ул. Октябрьской Революции, 3а
Поступила 30.05.2006

Сборник трудов Тебердинского государственного биосферного заповедника — «дважды юбилейный»: во-первых он опубликован под номером 30, и, во-вторых, посвящен 70-летию организации заповедника, который за годы своего существования стал одним из наиболее важных полигонов изучения высокогорных экосистем. Авторский коллектив выпуска включил сотрудников заповедника (В. Г. Онипченко, А. Д. Салпагаров), биологического факультета (Е. А. Доколина, М. А. Герасимова, Т. Г. Елумеева, В. Г. Онипченко, В. Н. Павлов, И. О. Тетевина) и факультета почвоведения МГУ (Н. А. Леошкина, М. И. Макаров, С. В. Петрова), естественно-географического факультета Карачаево-Черкесского государственного педагогического университета (Ф. Х. Биджиева, Д. К. Текеев, И. И. Шидаков, М. А. Эркенова) и Череповецкого государственного университета (А. С. Курашев). Кроме того, среди авторов — сотрудник Чендуйского биологического института Китайской Академии Наук У Янь.

Выпуск открывает статья «Экологические исследования высокогорий Тебердинского заповедника на современном этапе» (В. Н. Павлов, В. Г. Онипченко, Т. Г. Елумеева, А. Д. Салпагаров). С 1977 г. «на базе долговременного договора о сотрудничестве между Тебердинским заповедником и Московским университетом (факультетом почвоведения и биологическим факультетом) на основанном в этом же году высокогорном стационаре на горе Малая Хатипара начали осуществляться комплексные исследования состава, структуры и функционирования альпийских экосистем» (с. 9). Результатом этих исследований был целый ряд научных монографий, множество защищенных диссертаций и сотни статей. В дополнение к списку публикаций о заповеднике, опубликованному в статье В. Н. Павлова и др. в 2003 г.,[1] содержащему 196 публикаций, приводится список еще 78 публикаций, в составе которых две монографии (для них указаны названия глав и фамилии авторов). За последние три года написано и защищено 5 кандидатских диссертаций.

---

[1] Публикации, цитированные в сборнике, в библиографию к рецензии не включены.

Кратко аннотированы основные научные направления последних трех лет:

— исследование высокогорных почв;

— флористические наблюдения;

— мониторинг естественной разногодичной динамики растительных сообществ (с учетом естественных нарушений);

— экспериментальные исследования состава и структуры фитоценозов;

— изучение пространственной структуры фитоценозов в связи с условиями среды;

— сравнительные исследования эколого-биологических свойств высокогорных растений;

— изучение роли фитофагов в формировании структуры альпийских экосистем.

Считаем нужным сделать одно замечание относительно структуры выпуска. В аннотации он назван коллективной монографией, тем не менее порядок расположения статей достаточно произволен. По этой причине в рецензии статьи сгруппированы по тематическим разделам.

Как и в ранее выполненных исследованиях, тест-объектами являлись 4 сообщества: альпийская лишайниковая пустошь (АЛП), пестроовсяницевый луг (ПЛ), гераниево-копеечниковый луг (ГКЛ) и альпийский ковер (АК).

Ландшафтная характеристика территории заповедника. А. Д. Салпагаров («Ландшафты Тебердинского заповедника») рассматривает особенности климата в трех типах ландшафта, составляющих высотный ряд: горные умеренно-гумидные, горные холодно-умеренные, высокогорные луговые. Для характеристики сезонной динамики климата использована система стексов (суточных состояний), которые были объединены в группы гумидных, семигумидных, семиаридных, аридных, переходных, зимнебесснежных, нивальных, криотермальных. Спектры стексов хорошо соответствуют характеру почв и растительности горных ландшафтов.

Изучение биологии растений. Этому вопросу посвящены четыре статьи: «Сравнение параметров листового аппарата растений альпийских лишайниковых пустошей и альпийских ковров» (И. И. Шидаков, В. Г. Онипченко), «Оценка длительности жизни листьев альпийских растений гераниево-копеечниковых лугов и ковров» (М. А. Эркенова), «Антэкология восьми видов альпийских злаков» (А. С. Курашев), «Реакция растений альпийских лишайниковых пустошей и пестроовсяницевых лугов на разные режимы дефолиации» (Д. К. Текеев).

Как параметры экологической оценки листьев 23 видов АЛП и 10 видов АК были избраны: толщина листовой пластинки, содержание воды, площадь поверхности, удельная листовая поверхность (отношение площади листа к его сухой или сырой массе). По большинству параметров различия листьев растений из разных экологических условий оказались незначительными. Значимые отличия были установлены только по средним величинам удельной листовой поверхности, которая оказалась существенно выше у растений АК. Невелики различия длительности жизни листьев растений АК и ГКЛ (в среднем 37 и 40 дней), хотя закономерности отмирания листьев во время вегетационного периода у разных растений различались. Выявлены существенные различия в ритмике цветения у разных злаков: выделены ранне- и длительноцветущие виды, поздне- и быстроцветущие виды, а по суточной динамике цветения — злаки с утренним цветением, вечерним цветением и цветением, растянутым на весь день. При этом ритмика цветения контролируется на генетическом уровне и погодные условия могут влиять лишь на количество цветков, раскрывающихся в конкретный день. Виды индивидуально реагировали и на разные режимы дефолиации, хотя общей закономерностью было большее влияние фактора нарушения на биомассу, чем на число побегов. Нарушение усиливало процесс кущения, хотя образования новых генеративных побегов не происходило и семенная продуктивность растений снижалась.

Долголетний мониторинг растительных сообществ. Т. Г. Елумеева («Естественная разногодичная динамика альпийской лишайниковой пустоши») показала, что более чем за 20 лет наблюдений вариабельность доминантов по сравнению с малообильными видами была меньше, причем амплитуда флюктуаций числа генеративных побегов была выше, чем у общего числа побегов. Выявить причины этих скрытых циклических изменений оказалось сложно, тем не менее, сделан вывод о том, что большую роль играют условия предшествующего года (особенно температура июля и августа).

Экспериментальный анализ режима конкуренции. Результаты экспериментов обсуждаются в трех статьях: «Долговременные изменения состава и структуры гераниево-копеечниковых лугов и альпийских ковров при пересадках участков их дернины в другие сообщества» (И. О. Тетевина), «Изменение структуры альпийских ковров при удалении доминирующих видов» (Ф. Х. Биджиева), «Приживаемость молодых особей *Campanula tridentate* и *Carum caucasicum* после искусственного подсева на альпийские ковры» (Ф. Х. Биджиева).

При реципрокной (взаимной) пересадке растений между четырьмя сообществами куски дернины по периметру обертывались полиэтиленовой пленкой, что исключало корневую конкуренцию и позволяло выявить влияние только абиотических условий. После семи лет полиэтилен был удален и к факторам абиотической среды добавилась корневая конкуренция. Результаты эксперимента неоднозначны: в силу разной конкурентной способности «хозяев» и «гостей» и разного соответствия экологии «гостей» микроклимату в новых условиях разные виды реагировали на пересадку по-разному. Автор пишет, что в состав сообществ входят виды, «...для которых экологический оптимум совпадает с их фактическим местом обитания, и виды, которые со значительно большим успехом развиваются в других экологических условиях» (с. 104).

Столь же разнообразно реагировали второстепенные виды сообществ на удаление доминантов: часть их реагировала положительно, а часть — отрицательно, но при этом внедрения новых видов при удалении доминантов не происходило. В свою очередь, на результаты эксперимента влияла конкурентная мощность доминанта. Даже в экстремальных условиях АК сообщества оказываются достаточно закрытыми, семена подсеянных растений плохо всходили, а взошедшие растения гибли на ювенильной стадии.

Анализ связи «почва—растительность» (эксперименты с удобрениями). Эти исследования продолжают направление экспериментальной фитоценологии, созданное Х. Элленбергом и Т. А. Работновым, которые показали, что любые изменения условий среды проявляются через изменения конкурентных отношений в сообществе. Публикуются две статьи: «Аккумуляция азота и фосфора в альпийских фитоценозах при изменении доступности элементов минерального питания» (Н. А. Леошкина, М. И. Макаров, С. В. Петрова, В. Г. Онипченко) и «Изменение надземной биомассы растений альпийских ковров при увеличении доступности почвенных ресурсов» (М. А. Герасимова, Е. А. Доколина, В. Г. Онипченко). В первой статье приводятся результаты исследований во всех тест-сообществах. В течение четырех лет вносились фосфор, азот и азотно-фосфорная смесь, после чего были взяты укосы, которые разбирались по видам. Выделялись только наиболее массовые и постоянные виды (23 вида из четырех сообществ), остальные виды объединялись в смешанные образцы. В эксперименте, описанном во второй статье, те же удобрения вносились только на сообщество АК, но, кроме того на фоне удобрений проводилось известкование почв для нормализации pH и применялся полив в периоды, когда количество выпадающих осадков было меньше нормы.

Растения относительно бедных почв АЛП и ПЛ в естественном состоянии содержат мало фосфора и азота, но при внесении удобрений активно накапливали их, причем разные виды реагировали на улучшение условий минерального питания по-разному. В АК нейтрализация реакции почвенного раствора повышала видовое богатство, а улучшение условий минерального питания снижало его (срабатывал принцип обратной связи между продуктивностью и видовым богатством). Доля злаков оставалась постоянной при нормализации pH, но резко возрастала при внесении удобрений.

Особняком стоит статья «Структура растительных сообществ в связи со свойствами почвы в высокогорьях востока Цинхай-Тибетского нагорья» (У Янь и В. Г. Онипченко). Авторы исследовали влияние на растительность экспозиции склонов на высоте 2850 м над ур. м. Использовалась скрупулезная методика сбора полевых данных: пять трансект, в составе которых было 248 площадок 1 × 1 $м^2$, каждая площадка была разбита на 10 субквадратов. Весовые оценки участия видов давались по их встречаемости на субквадратах. На каждой второй площадке был взят почвенный образец из верхнего слоя почвы 0—10 см и металлическим щупом определена глубина почвы. На каждой площадке в ноябре определялась мощность снежного покрова. Почвенные образцы были подвергнуты анализам — определялось содержание влаги, общего углерода, обменного аммонийного азота, общего фосфора, общего калия, а также гидролитическая кислотность. При обработке данных использовались компьютерные методы ординации (DCA) и классификации (TWINSPAN).

В результате классификации было выделено четыре типа сообществ: Potentilla—Ajania — альпийские кустарниковые луга, Ptilagrostis—Carex — альпийские луга, Salix—Carex—Ptilagrostis — альпийские кустарниковые луга, Rhododendron — альпийские кустарники, а ординация позволила сделать вывод, что «...экспозиция склона является одним из самых важных опосредованных факторов среды, контролирующих дифференциацию растительности и почв в высокогорьях востока Цинхай-Тибетского нагорья» (с. 73). Как полагают рецензенты, для получения таких тривиальных выводов не нужны ни столь трудоемкая методика сбора исходных данных, ни «артиллерия» количественных методов анализа, те же результаты можно было получить при значительно меньших затратах труда. Рецензенты полагают, что авторы нарушили принцип прагматической науки — «бритвы Оккама» («не сотвори сложность без надобности»).

Общая оценка юбилейного выпуска трудов Тебердинского заповедника, как и других книг и статей, которые написаны по результатам исследований творческого коллектива В. Г. Онипченко, высокая. Все использованные методы корректны, результаты обработки материалов тщательно интерпретированы, и, кроме того сопровождаются подробными таблицами, подтверждающими обоснованность выводов.

УДК 019.941 : 002.01 : 58 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 1

© А. Н. Сенников

А. А. НОТОВ. МАТЕРИАЛЫ К ФЛОРЕ ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ. ЧАСТЬ 1: ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ. ЧЕТВЕРТАЯ ВЕРСИЯ. Тверь: Изд-во ГЕРС, 2005. 214 с.

A. N. SENNIKOV. *A. A. NOTOV.* THE MATERIALS TO THE FLORA OF THE TVER REGION. PART 1: HIGHER PLANTS. VERSION 4. Tver, 2005. 214 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 26.04.2006

Очередной этап изучения флоры высших растений Тверской обл. подытожен выходом в свет новой, четвертой, версии «Материалов к флоре Тверской области» А. А. Нотова.

Основу книги составляет аннотированный список видового состава мохообразных (антоцеротовых, мхов и печеночников) и сосудистых растений Тверской обл., упорядоченный по алфавиту названий всех рангов от класса и ниже. Для редких видов указывается распространение по административным районам области, обычно со ссылкой на литературный источник, в котором опубликованы сведения о распространении, а для наиболее редких видов — также с указанием места хранения документирующих находки гербарных образцов. Отмечены виды, находящиеся под охраной на территории области (с категориями редкости) или предлагаемые к охране. Принятые названия даны по новейшим обобщающим сводкам или критическим таксономическим работам; указываются также основные синонимы и русские названия таксонов всех рангов.

Список основан на богатых фактических данных, собранных трудами предшествующих исследователей флоры Тверской обл. и многолетними интенсивными исследованиями самого автора, его коллег и учеников, а также заимствованных из тщательно собранных многочисленных литературных источников. Проведенный автором (с Н. В. Шубинской, 2001 г.) фитогеографический анализ флоры позволил вести целенаправленный поиск ее редких и специфических элементов, что подчеркнуло, например, специфику флоры Валдая, резко отличающийся от среднерусской. Особое внимание уделялось инвентаризации мохообразных, адвентивных видов и парковой флоры, по которым опубликованы отдельные работы, в том числе аналитического характера.

Работа по инвентаризации флоры Тверской обл. сопровождалась инвентаризацией гербарных коллекций, хранящихся в Гербариях Твери, Москвы и С.-Петербурга. Подробные сведения о коллекциях и их месте хранения приведены в обширном справочном приложении к списку. Прилагаемые к списку флоры карты изменения границ и административного деления Тверской обл. (губернии) существенно облегчают работу со старыми материалами.

В списке принят узкий объем видов, вследствие чего в учете таксонов внутривидового ранга, как правило, не было необходимости. Отдельно учтены также и апомиктические «микровиды» из родов *Alchemilla*, *Ranunculus* и *Hieracium.* В общей сложности на территории Тверской обл. к настоящему времени зарегистрировано более 1800 видов высших растений (363 мохообразных и 1494 сосудистых растений), включая адвентивные и дичающие виды; с учетом апомиктических микровидов, гибридов и сомнительных видов зарегистрированы 2103 таксона.

Особенностью оформления данного списка является ступенчатое структурирование сведений о видах по степени вхождения во флору: ненатурализующиеся и редкие адвентивные виды выделены отступом. Отступ следующего уровня обозначает включенные в список виды, найденные только в соседних с Тверской областях, нахождение которых в Тверской обл. автор считает вероятным. В список включены и сомнительные указания, которые по различным причинам пока не могут быть достоверно отвергнуты.

Безусловным и редким достоинством данного списка является сравнение собственного материала с данными по всем сопредельным территориям, а также учет доступных современных критических ревизий. Анализ флоры в целом и ее отдельных компонентов также проведен в контексте анализа флоры более широких территорий.

К недостаткам списка следует отнести неясное цитирование литературных источников: при одном и том же виде могут быть приведены ссылки на сведения о распространении видов в Тверской обл., на изменение таксономической трактовки или указание вида для сопредельной территории.

Заимствованное из программистской лексики слово «версия» неспроста заменяет в библиографическом описании этой книги традиционный термин «издание»: для более скорого обновления опубликованной информации не только в виде многочисленных и неудобных в использовании «дополнений и исправлений» она дважды переиздавалась в электронном виде на интернет-сайте Тверского ботанического сада. Благодаря быстро публикуемым обновлениям доступность современной информации о флоре Тверской обл. в последние годы приблизилась к уровню постоянно обновляемых, открытых для публичного доступа электронных баз данных. Публикуемая версия списка флоры делает работу над следующими этапами ее изучения (составление конспекта и картирование видов) желаемой и реально возможной; к сожалению, эти задачи успешно работающими тверскими ботаниками пока не ставятся.

Ранее опубликованные версии «Материалов»:

Нотов А. А. Материалы к флоре Тверской области. Ч. 1: Высшие растения. Тверь: Изд-во ТвГУ, 1998. 99 с.

Нотов А. А. Материалы к флоре Тверской области. Ч. 1: Высшие растения. Вторая версия. Тверь, 1999. 119 с. http://garden.tversu.ru/publ/flora/spisok_1.

Нотов А. А. Материалы к флоре Тверской области. Ч. 1: Высшие растения. Третья версия. Тверь, 2000. 122 с. http://garden.tversu.ru/publ/flora/spisok_2.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2007. Т. 92. № 1)

Стр.

PLANTAE VASCULARES

Urticaceae Juss. **subfam. Urticoideae** Kravtsova **subfam. nov.** 22
Urticaceae Juss. **subfam. Lecanthoideae** Kravtsova **subfam. nov.** 22
Urticaceae Juss. subfam. *Lecanthoideae* **trib. Touchardieae** Kravtsova **trib. nov.** 23
Urticaceae Juss. **subfam. Boehmerioideae** Kravtsova **subfam. nov.** 23
Urticaceae Juss. subfam. *Boehmerioideaea* Kravtsova trib. *Boehmerieae* Weddelle **subtrib. Boehmeriinae** Kravtsova **subtrib. nov.** 24
Urticaceae Juss. subfam. *Boehmerioideae* Kravtsova trib. *Boehmeriae* Weddell **subtrib. Myriochrpinae** Kravtsova **subtrib. nov.** 25
Euphorbia L. sect. *Esula* Dumort subsect. *Esula* **ser. Latifoliae** Baikov **ser. nov.** 148
Euphorbia tshuiensis (Prokh.) serg. **var. tuvinica** Baikov **var. nov.** 151
Euphorbia L. sect. *Esula* Dumort sect. *Esula* **ser. Subcordaeae** Baikov **ser. nov.** 154
Trapa nedoluzhkoi Pshennikova **sp. nov.** 160
Aizopsis × pilosa S. B. Gontch. et Koldaeva **nothosp. nov.** 161

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

Представляемые работы должны содержать новые, ранее не публиковавшиеся данные. Решение о публикации принимается редакционной коллегией журнала после рецензирования, с учетом научной зависимости и актуальности представленных материалов.

Объем рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам и рисунки): для обзорных статей — до 30 стр., для оригинальных статей, сообщений, систематических обзоров — 25, описания новых таксонов, флористических находок, охране растительного мира — 15, для хроники и рецензий — 5—6 стр. Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи.

Общий порядок расположения частей статьи

1. УДК.
2. Инициалы, фамилия автора.
3. Название статьи.
4. Инициалы, фамилия автора и название статьи на английском языке.
5. Название учреждения, где выполнялась работа и его почтовый адрес, включая факс и адрес электронной почты.
6. Аннотация (не более 15 строк).
7. Ключевые слова.
8. Текст статьи: Цели и задачи исследования, Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы.
9. Благодарности.
10. Список литературы (с новой страницы).
11. Таблицы (каждая на отдельном листе).
12. Подписи к рисункам (на отдельном листе).
13. Рисунки.
14. Резюме на английском и русском языках (до 1 страницы).

При оформлении систематических обзоров и описании новых таксонов необходимо пользоваться правилами Международного кодекса ботанической номенклатуры.

Таблицы нумеруются в порядке упоминания их в тексте, каждая таблица имеет свой заголовок. На полях рукописи (слева) карандашом указываются места расположения таблиц при первом упоминании их в тексте. Все сокращения, использованные в таблице, должны быть пояснены в Примечании, расположенном под ней.

Иллюстрации (рисунки, диаграммы, графики, фотографии) представляются в двух экземплярах с приложением подписей на отдельной странице. На обороте каждого рисунка и фотографии карандашом указываются фамилии авторов и номер рисунка, обозначаются верх и низ. Рисунки нумеруются в порядке упоминания в тексте. На полях статьи (слева) указываются карандашом места их расположения (при первом упоминании). Иллюстрации объектов, исследованных с помощью микроскопа (светового, электронных — трансмиссионного и сканирующего), должны сопровождаться масштабными линейками, причем в подрисуночных подписях надо указать длину линейки.

Ссылки на работы приводятся в хронологическом порядке опубликования, например: (Schaft, 1931; Carniel, 1961; Алексеев, 1987; Романов и др., 1996; Сравнительная..., 1999).

Примеры библиографического описания.

Для монографий:

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 448 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Изд. 2. Баку, 1940. Т. 2. 284 с.

Определитель растений Мещеры / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1986. Ч. 1. 240 с.; 1987. Ч. 2. 224 с.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. А. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Грейтер В. и др. Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс) / Пер. с англ. СПб., 2001. 210 с.

Cronquist A. The evolution and classification of flovering plants. 2nd ed. New York, 1988. 555 p.

Для журналов:

Князев М. С. Новый вид рода *Veronica* (*Scrophulariaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 9. С. 116—119.

Inamdar I. A., Murty G. S. Vein-endings of some *Solanaceae* // Proc. Ind. Acad. Sci. 1981. Vol. 90. N 1. P. 33—56.

При описании таксонов, оформлении таксономических обзоров и обсуждении номенклатурных вопросов авторы должны строго следовать «Международному кодексу ботанической номенклатуры (Сент-Луисский)». СПб., 2001, с учетом изменений и дополнений, принятых на XVII МБК в Вене, в 2005 г. (см.: Егорова Т. В. Об основных номенклатурных предложениях по дополнению и изменению «Международного кодекса ботанической номенклатуры», принятых на заседаниях Номенклатурной секции XVII Международного ботанического конгресса, 12—16 июля 2005 г., Вена // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 8. С. 1232—1241). Статьи с материалами о новых таксонах должны иметь латинский и русский тексты их описаний. Для палеоботанических работ описание должно быть представлено на латинском или английском языках и сопровождаться текстом на русском языке.

Статьи с материалами о новых таксонах обязательно должны сопровождаться присылкой типа или изотипа этих таксонов.

Электронная копия рукописи. К 2 экземплярам рукописи, подписанной авторами, необходимо приложить дискету с файлом статьи в формате Word for Windows. Иллюстрированный материал (рисунки, фотографии и пр.) нужно представить на дискетах или CD-дисках в виде отдельных файлов с обязательной их распечаткой или с приложенными оригиналами. Цифровые изображения, представляемые в виде файлов, принимаются на носителях: Floppy 3.5″, CD, MO (до 640 Мб), ZIP (до 100 Мб), Flash. носитель информации должен читаться компьютерной платформой PC.

Информацию о «Ботаническом журнале» можно найти в Internet на сайте: http://binran.ru. Адрес электронной почты издательства и редакции: main@naukaspb.spb.ru (с указанием — для «Ботанического журнала»).

Статьи следует направлять по адресу:

Редакция «Ботанического журнала»
Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
Менделеевская линия, 1
Санкт-Петербург
199034

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2007. VOL. 92. N 1)

Page

Kravtsova T. I. A system of the family *Urticaceae* 3
Vasilevich V. I., Bibikova T. V. Lime grass and meadow foxtail meadows in the North-Western European Russia 29
Kalibernova N. M. Zonal peculiarities of river valley vegetation of Western Siberia within the forest zone 42
Rodionov A. V., Kim E. S., Punina E. O., Machs E. M., Tyupa N. P., Nosov N. N. Evolution of chromosome numbers in the tribes *Aveneae* and *Poeae* inferred from the comparative analysis of the internal transcribed spacers ITS1 and ITS2 of nuclear 45S rRNA genes 57
Sherstneva O. A., Maslova T. G., Mamushina N. S., Tjutereva E. V., Zubkova E. K. Photosynthetic apparatus and light-dependent conversions of the xanthophylls in the leaves of ephemeroids at different stages of the plant ontogenesis 72

COMMUNICATIONS

Novakovskaya I. V., Patova E. N. Soil algae communities of spruce forests of southern and middle taiga 81
Malysheva N. V. Lichens in the cities of European Russia. 2. Biomorhological and ecological (substrate) analyses 96
Bondarenko O. V. Variability of wood anatomy features of the Far Eastern species of *Eleutherococcus* (*Araliaceae*) in Primorie 102
Choob V. V., Yurtseva O. V. Mathematical model of flower formation in the *Polygonaceae* members 114

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Baikov K. S. Synopsis of the genus *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) in the Northern Asia . . . 135
Pshennikova L. M. A new species of the genus *Trapa* (*Trapaceae*) from the Far East of Russia 159
Gontcharova S. B., Koldaeva M. N., Doudkin R. V., Rodnova T. V. Supplements to the *Crassulaceae* family of the Russian Far East 161

FLORISTIC RECORDS

German D. A. *Clausia trichosepala* (*Cruciferae*), a new species to the flora of Russia 166
Sinelnikova N. V. On the record of *Hyalopoa lanatiflora* (*Poaceae*) in the Magadan Region 169
Lazkov G. A., Ganybaeva M. New and rare species of flowering plants of Kyrgyzstan from Pamiro-Alai 171

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY

Mirkin B. M., Naumova L. G. (*A review*). Alpine ecosystems: structure and functions. Editors-in-chief: V. N. Pavlov, V. G. Onipchenko, T. G. Elumeeva. Moscow, 2005. 205 p. (Transactions of the Teberda Reserve. Issue 30) 174
Sennikov A. N. *A. A. Notov.* The materials to the flora of the Tver Region. Part 1: Higher plants. Version 4. Tver, 2005. 214 p. 178
Index of new plant names 180
Rules for the authors 181

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. Т. 92. 2007. № 1)

Стр.

Кравцова Т. И. Система семейства *Urticaceae* 3
Василевич В. И., Бибикова Т. В. Щучковые и лисохвостные луга Северо-Запада Европейской России 29
Калибернова Н. М. Зональные особенности растительности пойм рек Западной Сибири в пределах лесной зоны 42
Родионов А. В., Ким Е. С., Пунина Е. О., Мачс Э. М., Тюпа Н. Б., Носов Н. Н. Эволюция хромосомных чисел в трибах *Aveneae* и *Poeae* по данным сравнительного исследования внутренних транскрибируемых спейсеров ITS1 и ITS2 ядерных генов 45S рРНК 57
Шерстнёва О. А., Маслова Т. Г., Мамушина Н. С., Тютерева Е. В., Зубкова Е. К. Фотосинтетический аппарат и светозависимые превращения ксантофиллов в листьях эфемероидов на разных этапах онтогенеза растений 72

СООБЩЕНИЯ

Новаковская И. В., Патова Е. Н. Сообщества почвенных водорослей еловых лесов южной и средней тайги 81
Малышева Н. В. Лишайники городов Европейской России. 2. Биоморфологический и эколого-субстратный анализы 96
Бондаренко О. В. Изменчивость ксилотомических признаков видов *Eleutherococcus* (*Araliaceae*) в Приморье 102
Чуб В. В., Юрцева О. В. Математическое моделирование формирования цветка у представителей семейства *Polygonaceae* 114

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Байков К. С. Конспект рода *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) Северной Азии 135
Пшенникова Л. М. Новый вид рода *Trapa* (*Trapaceae*) с Дальнего Востока России 159
Гончарова С. Б., Колдаева М. Н., Дудкин Р. В., Роднова Т. В. Дополнения к семейству *Crassulaceae* российского Дальнего Востока 161

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Герман Д. А. *Clausia trichosepala* (*Cruciferae*) — новый вид для флоры России 166
Синельникова Н. В. О находке *Hyalopoa lanatiflora* (*Poaceae*) в Магаданской области 169
Лазьков Г. А., Ганыбаева М. Новые и редкие виды цветковых растений Киргизии с Памиро-Алая 171

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Альпийские экосистемы: структура и механизмы функционирования / Под ред. В. Н. Павлова, В. Г. Онипченко и Т. Г. Елумеевой. М., 2005. 205 с. (Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника; вып. 30) 174
Сенников А. Н. *А. А. Нотов.* Материалы к флоре Тверской области. Часть 1: Высшие растения. Четвертая версия. Тверь: Изд-во ГЕРС, 2005. 214 с. 178
Указатель новых названий растений 180
Правила для авторов 181

ОБЪЯВЛЕНИЕ

Международная академическая издательская компания (МАИК) «Наука/Интерпериодика» информирует о начале конкурса на лучшие публикации 2006 года в издаваемых ею журналах. Лауреатам конкурса будут присуждены 50 Премий, из которых 4 — Главные.

Приоритетным правом выдвижения кандидатов на Премии обладают редколлегии журналов.

Право выдвижения кандидатов на Премии имеют также:

— члены РАН, в том числе иностранные;

— отделение РАН по профилю журнала;

— институт, где работает автор (авторы) публикации.

Премии 2006 года присуждаются авторам наиболее оригинальных работ за год (с 01 января по 31 декабря 2006 г.) или цикла работ, впервые опубликованных в журналах МАИК за последние три года, включая год, за который присуждаются Премии.

На кандидатов оформляются следующие документы:

1. Представление-обоснование рекомендующих (на одной странице, с подписью рекомендующих).

2. Отзыв или отзывы.

3. Публикация или публикации (оттиски или копии статей).

В прилагаемых документах должны быть четко указаны фамилии, имена и отчества каждого автора. Количество авторов в публикации (цикле работ), выдвигаемой на соискание Премий, не должно превышать 7 (10) человек соответственно.

Эти материалы принимаются подкомиссиями по научным направлениям до **15 апреля 2007 года.**

Материалы, поступившие позднее указанного срока, не рассматриваются, дополнительные материалы не принимаются. Позднее указанного срока не допускается замены представленных материалов и изменения состава участников.

Более подробно об условиях конкурса вы можете узнать у секретарей подкомиссий по научным направлениям.

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2007. Т. 92. № 1. 1—184.